

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ÉVALUATION DU POTENTIEL DES ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET
DES LARGEURS DE CERNES DE L'ÉPINETTE NOIRE EN TANT
QU'INDICATEURS CLIMATIQUES SUR UN GRADIENT LATITUDINAL
DANS LE NORD DU QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN GÉOGRAPHIE

PAR PÉNÉLOPE LECLERC

AVRIL 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier ma mère qui m'a toujours encouragée à foncer, à croire en moi et à finir ce que j'ai commencé. Merci à mon père qui m'a appris à toujours voir le bon côté des choses et à savoir profiter de chaque moment que la vie nous offre. Un merci tout spécial à ceux qui m'ont épaulée tout au long de ce processus, le meilleur amoureux du monde pour son soutien, mes amis, ma famille; merci pour votre écoute et vos bons conseils, vous m'avez ramenée sur le droit chemin plus d'une fois.

J'aimerais remercier mon directeur, Étienne Boucher, pour sa disponibilité et ses conseils qui m'ont permis de mener ce projet à terme. Je tiens aussi à souligner l'aide importante de mon codirecteur Yves Bergeron, sans qui cette recherche n'aurait pas été possible.

Merci également à Claudie et Anthoni qui m'ont épaulée maintes fois. Je voudrais également souligner l'aide que j'ai eue sur le terrain à la fois de la part d'Étienne et de Simon.

Cybèle, merci pour la révision finale de mon manuscrit, avoir un deuxième avis m'a grandement aidée.

Le personnel de soutien du GEOTOP de l'UQÀM m'a aussi été d'un grand support, merci pour votre assistance au laboratoire et votre travail impeccable.

Il m'importe également de remercier le Fonds de Recherche du Québec – Nature et technologie (FQRNT), organisme subventionnaire qui m'a permis, pour la première fois de ma vie, de me concentrer seulement sur mes études.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	ix
LISTE DES PLANTES.....	x
RÉSUMÉ	xi
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I.....	8
MISE EN CONTEXTE ET THÉORISATION.....	8
1.1 Dendroclimatologie : principes	8
1.1.1 La croissance de l'arbre	9
1.1.2 Les facteurs limitants	11
1.1.3 Le principe de sélection du site.....	12
1.1.4 La variabilité à haute et basse fréquence.....	12
1.1.5 L'interdatation.....	13
1.2 Dendroistopie : principes	13
1.2.1 Le fractionnement isotopique par la plante.....	15
1.2.2 Calcul du fractionnement isotopique	18
1.3 L'arbre : témoin des variations climatiques de son milieu	19
1.3.1 Réponse des largeurs de cernes au climat.....	19
1.3.2 Réponse des ratios isotopiques au climat.....	22
1.3.3 Complémentarité des indicateurs	26

CHAPITRE II	27
MATÉRIEL ET MÉTHODE	27
2.1 Région et site d'étude.....	27
2.1.1 Portrait général et climat	27
2.1.2 Caractéristiques et localisation des sites	28
2.3 Échantillonnage.....	31
2.3.1 Choix des sites	31
2.3.2 Sélection des individus.....	32
2.4 Traitement laboratoire et analyses statistiques.....	33
2.4.1 Sablage, datation et mesure des cernes	33
2.4.2 Méthode de découpe	34
2.4.3 Méthode de broyage.....	35
2.4.4 Extraction de la cellulose	35
2.4.5 Spectromètre de masse : mesurer les ratios isotopiques	36
2.4.6 Analyses statistiques	36
2.4.7 Données climatiques	38
2.4.8 Limites actuelles de l'approche.....	38
CHAPITRE III	40
RÉSULTATS	40
3.1 Caractéristiques du climat.....	40
3.2 Relation entre les largeurs de cernes et le climat	45
3.3 Relation ratios isotopiques et climat	49
CHAPITRE IV	55
DISCUSSION	55
4.1 Mécanismes de la réponse au climat.....	55
4.1.1 Largeurs de cernes.....	55
4.1.2 Ratios isotopiques	58
4.1.3 Effet de divergence	60
4.1.4 Effet de site	66
4.1.5 Relation avec les précipitations.....	67
CONCLUSION	68

ANNEXE A	71
ANNEXE B.....	72
LISTE DES RÉFÉRENCES	73

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1 Carte de l'aménagement forestier au Québec (Tiré de : Écoressources, 2014).....	2
2 Modèle de l'influence du climat sur les concentrations internes de CO ² dans les chambres stomatales. Effet sur le $\delta^{13}\text{C}$. (Tiré de McCarroll et Pawellek, 2001).....	16
3 Localisation des sites (ABI : Abitibi, ROD : Lac Rodayer, RAD : Radisson, KUU : Kuujjuarapik) (Fond de carte : ArcGis, 2015).....	28
4 Graphique des températures moyennes pour la saison de croissance (JJA) de chaque site sur la période 1960-2002.....	41
5 Graphique des précipitations totales pour la saison de croissance (JJA) de chaque site annuellement, sur la période 1960- 2002.....	42
6 Températures moyennes sur deux périodes (1960-1980 et 1981- 2002) a) pour la saison de croissance (JJA) et b) pour le printemps précédant la saison de croissance (avril-mai). En (°C).	44
7 Précipitations totales moyennées sur deux périodes (1960-1980 et 1981-2002) a) pour la saison de croissance (JJA) et b) pour le printemps précédant la saison de croissance (avril- mai). En (mm).	45

8	Corrélations de Pearson entre les températures moyennes et les précipitations totales mensuelles avec les largeurs de cernes et les ratios isotopiques pour la période de juin de l'année précédente (j) à octobre de l'année courante (O). + : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	47
9	Chronologies des largeurs de cernes indicées de tous les sites, 1960-2002.....	48
10	Chronologies des mesures de ratios isotopiques de tous les sites, 1960-2002. ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰).....	51
11	Histogramme des corrélations sur périodes segmentées et totales entre les températures moyennes de saison croissance (JJA) et les largeurs de cernes de tous les sites. * : $p \leq 0.1$	53
12	Histogramme des corrélations segmentées entre les températures moyennes de la saison croissance (JJA) et le $\delta^{13}\text{C}$. ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	54

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1 Tableau récapitulatif des caractéristiques des sites et des échantillons.....	31
2 Tableau de corrélations entre les séries de température moyenne de la saison de croissance de chaque site. ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	41
3 Tableau de corrélations entre les séries de précipitations totales pour la saison de croissance de chaque site. ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	43
4 Tableau de corrélations entre les chronologies de largeur de cernes des différents sites ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	49
5 Tableau de corrélations entre les chronologies de $\delta^{13}\text{C}$ des différents sites ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$	52

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

NEAN	Nord-est de l'Amérique du Nord
WUE	Water use efficiency
VPD	Vapor pressure deficit
JJA	Juin-juillet-août
GEOTOP	Centre de recherche en géochimie et géodynamique
UQÀM	Université du Québec à Montréal
DPLR	Dendrochronology Program Library R
Mm	Millimètres
°C	Degrés Celsius
<i>p</i>	<i>p</i> -value
<i>r</i>	Coefficient de corrélation de Pearson
<i>n</i>	Nombre d'échantillons

LISTE DES PLANTES

Épinette noire	<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britton, Sterns & Poggenburg
Pin d'Alep	<i>Pinus halepensis</i> Mill.
Pin gris	<i>Pinus banksiana</i> Lamb.
Mélèze d'Europe	<i>Larix decidua</i> Mill.

RÉSUMÉ

La productivité de la forêt boréale du nord-est de l'Amérique du Nord (NEAN) pourrait être menacée par les changements climatiques futurs. Plusieurs études basées sur l'analyse dendrochronologique des variations dans la largeur des cernes de croissance et des ratios isotopiques du carbone ont mis en évidence une dissemblance spatiale dans la réponse au climat de la principale espèce dominante de cet écosystème : l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). Afin de mieux décrire les différentes facettes de la réponse de cet écosystème au climat, la présente recherche tente de caractériser de manière plus adéquate la complémentarité et la stationnarité spatio-temporelle des indicateurs de productivité forestière i.e., les largeurs de cernes et les ratios isotopiques du carbone. Une compréhension plus précise des mécanismes par lesquels les facteurs climatiques affectent la croissance permettrait de mieux anticiper la réponse future des arbres au climat sur de grandes échelles spatiales.

Pour la présente étude, les largeurs de cernes et les ratios isotopiques du carbone ont été utilisés pour témoigner de la réponse des arbres au climat sur un gradient latitudinal entre le 48° et le 55° parallèle dans le nord du Québec. Ce gradient de mesures dendroisotopiques s'étend sur plus de 1000 kilomètres, ce qui en fait le plus long étudié dans cette région à ce jour.

Les résultats ont permis de déterminer que les stratégies de réponse au climat de l'épinette noire sont diverses et que les peuplements s'adaptent en fonction des différents facteurs dominants (température ou précipitations), ainsi qu'en fonction de la latitude et de la saisonnalité des variations. L'influence des températures augmente suivant le gradient sud-nord, mais l'effet direct de celles-ci sur la productivité peut être modulé indirectement par des ressources en eau sous le contrôle même des températures (via des mécanismes comme l'évaporation et l'évapotranspiration). L'étude démontre aussi que la réponse des largeurs de cernes et des ratios est non stationnaire, plus particulièrement après 1980 et que cette non-stationnarité s'accroît avec la latitude. Les résultats présentés offrent donc un nouvel éclairage sur la réponse récente au climat des peuplements d'épinettes noires de la forêt boréale du NEAN en contexte de changements climatiques.

Mots-clés : Isotopes du carbone – dendrochronologie – changements climatiques – productivité forestière – épinette noire

INTRODUCTION

La forêt boréale, un des plus grands écosystèmes du monde, a une valeur écologique et économique sans égal (Bonan et Shugart, 1989; Laamrani *et al.*, 2014). Largement dominé par l'épinette noire (*Picea mariana*) dans la portion nord-est de l'Amérique du Nord (NEAN), cet écosystème fournit des services de régulation essentiels tels que la purification de l'eau et la séquestration du carbone (Bryant *et al.*, 1997; Brandt *et al.*, 2013; Laamrani *et al.*, 2014). Les changements climatiques risquent de perturber l'équilibre de la forêt boréale du NEAN, notamment en modifiant sa biomasse, sa distribution spatiale et sa diversité (Macdonald *et al.*, 1993; Brook 1998; Michelot, 2011; Girard *et al.*, 2009). D'ailleurs, les experts mondiaux prévoient une diminution de la productivité forestière globale, dans un contexte où les changements climatiques provoqueraient une augmentation des sécheresses en termes de fréquence et d'intensité (GIEC, 2007). À ce jour, même si de nombreux travaux ont été effectués sur le sujet, des interrogations demeurent en ce qui concerne l'avenir de cet écosystème potentiellement menacé par les variations climatiques modernes.

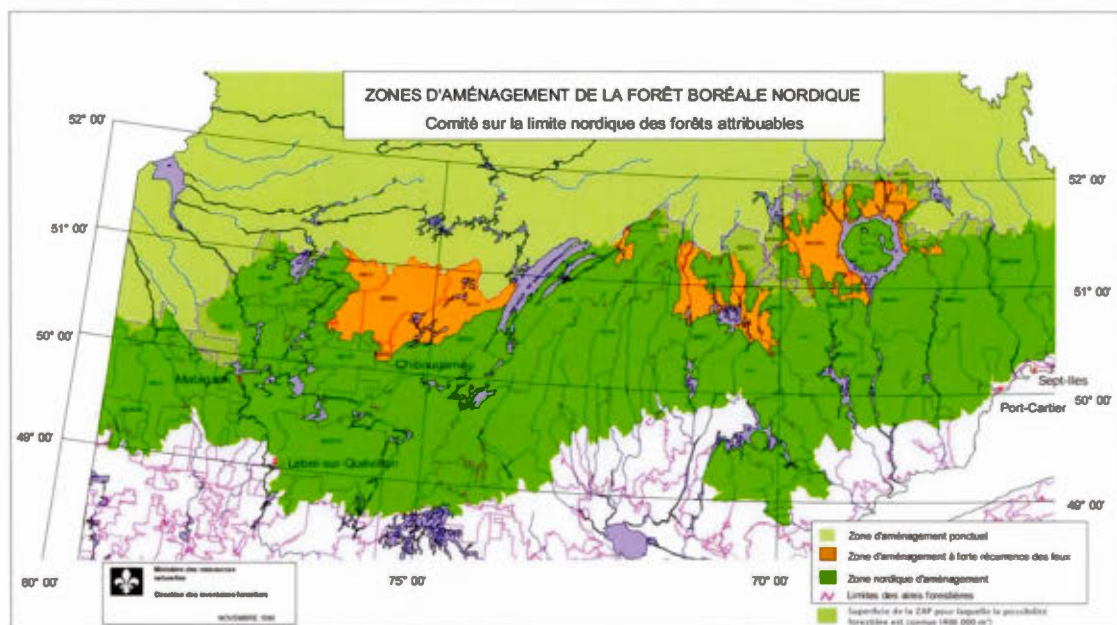


Figure 1: Carte de l'aménagement forestier au Québec (tiré de : Écoressources, 2014)

Dans une optique plus locale, il est entendu que l'industrie forestière du Québec désire repousser la limite nordique de coupe commerciale au nord du 51^e parallèle (figure 1). Par définition, la limite nordique des forêts attribuables « délimite la portion septentrionale des forêts québécoises jusqu'où il est possible de pratiquer un aménagement durable des forêts » (MFFP, 2013). Compte tenu des incertitudes qui entourent actuellement la question de la productivité forestière du nord du Québec, l'approfondissement des connaissances dans ce domaine est indispensable. Une mauvaise gestion et une surexploitation de la ressource forestière entraîneraient des conséquences importantes, notamment sur l'équilibre des cycles géochimiques comme celui du carbone (Martinelli, 2004). En effet, si les stocks de carbone mondiaux se voient déséquilibrés, cela pourrait engendrer une hausse des températures globales encore plus importante que celle prévue par les modèles actuels

(Martinelli, 2004). Faisant partie intégrante d'un des plus grands biomes de la planète, il importe d'évaluer la sensibilité de la forêt boréale du NEAN aux changements climatiques avant de l'exploiter.

La réponse de la forêt boréale du NEAN aux variations climatiques est complexe. Plusieurs études basées sur l'analyse dendrochronologique des variations dans la largeur des cernes de croissance ont mis en évidence une dissemblance spatiale dans la réponse au climat de la principale espèce dominante de cet écosystème : l'épinette noire (Hofgaard *et al.*, 1999; Drobyshev *et al.*, 2010; Huang *et al.*, 2010; Gea-Izquierdo *et al.*, 2014; Nicault *et al.*, 2015). En effet, les variations climatiques ont un impact différent sur les arbres en fonction de leur situation géographique (Plummer *et al.*, 2006). De façon générale, les épinettes noires situées entre le 47° et le 53° parallèle du nord du Québec sont désavantagées par les températures élevées de l'été précédant la saison de croissance (Huang *et al.*, 2010). Par contre, les températures chaudes d'hiver et de printemps se sont révélées profitables à cette espèce, surtout au nord du gradient de l'étude de Huang *et al.* (2010), situé entre le 46° et le 54° parallèle dans la forêt boréale de l'est du Canada. Ceci démontre, a priori, que d'un côté les températures élevées pourraient être profitables en hiver et au printemps, mais qu'elles auraient un effet néfaste lorsqu'elles engendrent des sécheresses. Girardin *et al.* (2014) a d'ailleurs observé que la productivité de la forêt boréale du NEAN a considérablement diminué en raison des sécheresses récentes. Selon cette étude, l'augmentation des températures aurait un effet néfaste sur la croissance des épinettes noires, car elles modifient les paramètres d'évapotranspiration de l'arbre. La photorespiration est élevée alors que les ressources en eau sont plus faibles, ce qui induit un stress hydrique. En effet, les températures ont un effet limitatif et provoquent des sécheresses lorsque l'évapotranspiration excède les précipitations sur une longue période (Daux, 2011, Seftigen, 2011). Ces études confirment donc que la température n'est pas le seul facteur déterminant la réponse des peuplements

forestiers au climat et que l'équilibre entretenu avec les ressources hydriques disponibles pour la croissance est tout aussi important. Il y a d'ailleurs de plus en plus d'évidences que la réponse de l'épinette noire est aussi modulée par l'augmentation des contraintes en ressources hydriques, en partie causées par la hausse des températures (Girardin *et al.*, 2014). Les températures et les précipitations agissent donc de façon couplée sur la croissance de l'arbre plutôt qu'indépendamment. Cependant, les études dendrochronologiques effectuées à ce jour ne permettent pas d'identifier clairement le rôle que chaque variable (température et précipitation) occupe en regard des variations de productivité de l'épinette noire.

Afin de combler cette lacune dans la connaissance et de jeter un nouvel éclairage sur la variabilité spatiale de la réponse de l'épinette noire au climat, les mécanismes par lesquels les facteurs climatiques affectent la croissance doivent être documentés de façon plus précise. À cet effet, les largeurs de cernes demeurent l'indicateur de productivité le plus simple à mesurer. Cependant, la sensibilité et la réponse de cet indicateur tendent à varier de façon importante en fonction des sites (Loader *et al.*, 2003), voire des individus. De plus, en fonction de la correction statistique choisie pour enlever l'effet d'âge de l'arbre, une certaine portion des informations climatiques peut être perdue durant le processus de standardisation (Cook *et al.*, 1995; Briffa *et al.*, 1996; Melvin et Briffa, 2008). Pour ces raisons, l'analyse du fractionnement isotopique du carbone par les principales espèces arborescentes s'est avérée être un outil complémentaire puissant à l'analyse de la largeur des cernes. En effet, hormis les quelques premières décennies de vie d'un arbre, les processus de fractionnement isotopique sont faiblement influencés par l'âge de l'individu, ce qui permet d'utiliser des données non standardisées et de les comparer aux caractéristiques du climat (Young *et al.*, 2011). De plus, la dendroisotopie permet de comprendre plus précisément les mécanismes de réponse au climat, car les processus qui sont à l'origine des variations du contenu en isotopes stables sont bien connus et

relativement simples en comparaison de ceux qui contrôlent la croissance radiale (McCarroll et Loader, 2004; Hilavusori, 2007). La productivité de l'arbre reflète un compromis entre la transpiration (perte d'eau) et la respiration (acquisition de CO_2), processus modulés en fonction de la disponibilité en eau et en lumière. Les variations du $\delta^{13}\text{C}$ renseignent donc sur les conditions d'humidité et de température du site. Ces variables climatiques contrôlent le fractionnement isotopique du carbone par l'entremise de deux processus physiologiques : la diffusion et la carboxylation. La diffusion est déterminée par la conductance stomatale (humidité) alors que la carboxylation est modulée par le taux photosynthétique (ensoleillement). Les mesures isotopiques du carbone permettent une compréhension précise des mécanismes de fractionnement, ce qui permet d'isoler les facteurs contrôlant la croissance (McCarroll et Loader, 2004). Les températures et les précipitations, agissant en synergie sur l'arbre, ont un rôle important à jouer dans ce système complexe d'interdépendance. L'analyse des ratios isotopiques du carbone permet de discerner l'importance de chacune de ces variables de façon indépendante. Cette information peut difficilement être extraite à partir des largeurs de cernes.

À ce jour, la dendroisotopie a été peu utilisée dans la forêt boréale du NEAN, contrairement à plusieurs autres régions du monde (Saurer *et al.*, 1997; Warren *et al.*, 2001; Ferrio *et al.*, 2003; Mc Carroll, 2004; Reynolds, 2007; Hilasvuori *et al.*, 2007; Roden et Ehleringer, 2007; Roden, 2008; Daux *et al.*, 2011; Michelot, 2011; Seftigen *et al.*, 2011; Au et Tardif, 2012; Roden et Farquhar 2012). Même si peu d'études se sont penchées sur les isotopes du carbone des peuplements d'épinettes noires du nord-est canadien, les conclusions de celles-ci n'en demeurent pas moins significatives. Par exemple, alors que les précipitations ont un effet plus faible sur le fractionnement isotopique entre le 54^e et le 55^e parallèle au Québec, les températures maximales d'été (Juin-Juillet-Août) ont une forte influence sur le taux d'assimilation du carbone de l'arbre (Naulier *et al.*, 2014; Bégin *et al.*, 2015). À ce jour, il a aussi

été démontré que les facteurs dominant la croissance des épinettes noires peuvent changer au fil du temps (Naulier *et al.*, 2015). On parle alors d'effet de divergence (D'Arrigo *et al.*, 2008). Ce phénomène est encore assez méconnu dans la région du NEAN et mérite d'être étudié plus exhaustivement. Les travaux de Naulier *et al.* (2015) sur l'effet de divergence des peuplements d'épinettes noires, qui se situent entre le 54^e et le 55^e parallèle, couvrent une faible étendue latitudinale. Afin de mieux décrire les différentes facettes de la réponse de la forêt boréale du NEAN au climat, il est nécessaire d'étendre spatialement la zone d'étude afin de caractériser de manière plus adéquate la complémentarité et la stationnarité spatio-temporelle des indicateurs de productivité forestière. Cela permettrait, entre autres, de mieux anticiper la réponse future des arbres au climat sur de grandes échelles spatiales.

À cette fin, l'objectif de la présente étude est d'évaluer le potentiel des largeurs de cernes et des ratios isotopiques du carbone en tant qu'indicateurs climatiques sur un gradient latitudinal dans la forêt boréale du nord-est de l'Amérique du Nord. Les températures et les précipitations seront les principaux paramètres utilisés afin d'évaluer la réponse au climat des largeurs de cernes et des isotopes. Il sera ainsi possible de déterminer si la relation entre les arbres et le climat change selon le gradient sud-nord. Ce gradient de mesures dendroisotopiques s'étend sur plus de 1000 kilomètres, ce qui en fait le plus long étudié dans cette région à ce jour. Ce dernier traverse la sapinière à bouleau blanc jusqu'à la toundra forestière témoignant de conditions climatiques multiples. La recherche propose trois hypothèses principales : (1) que l'effet de la température a une importance croissante suivant le gradient sud-nord et qu'elle pourrait être profitable aux peuplements les plus au nord où elle est le principal facteur limitant la croissance (2) que l'arbre répond différemment aux variations climatiques en fonction (a) de la latitude et (b) de la saison à laquelle se produit les variations de température et précipitations et (3) que la

réponse de l'arbre à des paramètres climatiques semblables à une même latitude est différente à travers le temps, donc qu'il y a un effet de divergence.

CHAPITRE I

MISE EN CONTEXTE ET THÉORISATION

1.1 Dendroclimatologie : principes

Considérée comme un champ officiel de la paléoclimatologie au début du 20^e siècle, la dendroclimatologie utilise les arbres afin de connaître le climat passé et tenter d'estimer le climat futur (Fritts, 1976, O'Leary, 1988). Il existe plusieurs façons d'analyser la réponse des arbres au climat, comme la mesure des largeurs de cernes et l'analyse des ratios isotopiques du bois. La dendroclimatologie peut couvrir un large éventail d'échelles géographiques et temporelles ce qui en fait une de ses grandes forces (Hughes, 2002). La réponse annuelle, saisonnière ou même journalière des arbres au climat peut être cartographiée à l'échelle d'un site, d'une région et même d'un continent (Hughes, 2002). Afin d'éclaircir les bases de cette approche, ses principes fondateurs seront expliqués dans la section suivante.

1.1.1 La croissance de l'arbre

1.1.1.1 Production des cernes annuels

Chaque année, l'arbre utilise une certaine quantité de lumière, d'eau et de dioxyde de carbone (CO_2) afin de synthétiser des sucres grâce à la photosynthèse (Michelot, 2011; Rioval, 2013). Pour y parvenir, l'arbre fixe le CO_2 de l'air grâce à l'action de l'enzyme ribulose biphosphate carboxylase (rubisco) ainsi que de l'énergie lumineuse et de molécules d'eau (O'Leary, 1988). Un arbre est une plante C_3 , ce qui signifie que le premier produit photosynthétique contient trois atomes de carbone, composé qui servira par la suite à produire le bois (McCarroll et Loader, 2004). Le bois est un tissu végétal qui sert au support mécanique de l'arbre, à la conduction de la sève brute et à la constitution de réserves chez les plantes vasculaires ligneuses (Achim et Cloutier, 2010). Ce dernier se forme à partir d'une couche de cellules en constante division : le cambium (Achim et Cloutier, 2010; Michelot, 2011). Dans les régions tempérées, une nouvelle couche de cellules produites par le cambium vient s'ajouter à la précédente chaque année, ce qui résulte en un accroissement radial (Achim et Cloutier, 2010).

Dans la forêt boréale du NEAN, les cernes de croissance annuels sont formés au printemps et durant une partie de l'été. Les premières cellules qui sont formées sont de grande taille et possèdent de minces parois; elles forment le *bois initial* (Fritts, 1976). Plus tard dans la saison de croissance, la taille des cellules diminue et leur paroi devient plus épaisse. Ce phénomène laisse un bois plus foncé que l'on appelle le *bois final*, produit en été. (Fritts, 1976)

1.1.1.2 L'effet d'âge

L'effet d'âge représente un des principaux problèmes lors de l'analyse des données brutes de largeurs de cerne (McCarroll et Loader, 2004). Lorsque l'arbre se développe, sa circonférence augmente et la matière est alors étendue sur une plus grande surface. Les cernes présents dans la portion extérieure du tronc sont donc plus minces, et ce, malgré une production comparable de matière (Fritts, 1976). Pour remédier à cette situation, on utilise différentes méthodes de standardisations qui seront détaillées dans la section analyse statistique (Fritts, 1976). La croissance en largeur des cernes est exprimée en mesures métriques ou impériales et parfois en termes d'accroissement en surface (*Basal area increment*). Ce dernier est un indice représentant la croissance d'un arbre en une année en terme de surface de matière (Au et Tardif, 2009; Silva *et al.*, 2010).

1.1.1.3 Les cernes absents

Les cernes absents se forment lors d'une année caractérisée par des conditions extrêmement défavorables à la croissance. Dans ce cas, l'activité cambiale qui prend naissance aux extrémités apicales de l'arbre n'atteindra pas la base du tronc (Fritts, 1976). Les cernes de certaines années sont donc inexistantes, ajoutant un défi de plus à l'interdatation.

1.1.1.4 Les faux cernes

Les faux cernes se présentent en tant que bandes intra annuelles ressemblant à du bois final. Ils se forment lors d'épisodes de gel hâtif ou encore par défaut de croissance. Il est possible de différencier le bois final du faux cerne, car le premier se caractérise par un rétrécissement des cellules et un changement de couleur. Pour leur part, les cellules des faux cernes ne font que devenir plus foncées, sans changer de taille (Fritts, 1976).

1.1.2 Les facteurs limitants

La loi des facteurs limitants va comme suit : un processus biologique comme la croissance ne peut opérer plus rapidement que le facteur le plus limitant du milieu le permet (Fritts, 1976). Lorsqu'un facteur n'est plus limitant, ce processus biologique (i.e., la croissance) augmentera en efficacité (Fritts, 1976). À ce moment, un autre facteur deviendra limitant, mais à une moindre intensité (Fritts, 1976). Ainsi, tous les processus biologiques sont limités par un ou des facteurs qui agissent à l'intérieur ou à l'extérieur de l'organisme (Fritts, 1976). Le premier objectif de la dendroclimatologie est de comprendre le climat passé et présent afin d'estimer la sensibilité des arbres aux variations climatiques futures. Pour se faire, il importe de choisir des arbres dont la croissance est limitée par un ou des facteurs environnementaux et non pas par la compétition ou la maladie.

1.1.3 Le principe de sélection du site

Le principe de sélection du site permet de s'assurer que les facteurs climatiques qui limitent les arbres sont relativement semblables (Fritts, 1976; Hughes, 2002). Par exemple, pour isoler un seul paramètre e.g., les précipitations, il vaut mieux prendre des arbres dans un milieu sec où ils seront a priori stressés au niveau hydrique (McCarroll et Loader, 2004). Théoriquement, les cernes formés dans des environnements arides sont plus dépendants de l'humidité durant la saison de croissance et sont donc plus réactifs à cette variable (Fritts, 1976). Dans le cas d'études portant sur la température, les arbres les plus aptes à fournir des résultats sont ceux qui poussent à leur limite de distribution, car c'est là que la température devient la plus contraignante (Fritts, 1976). Une bonne sélection des sites en regard de l'objectif visé permet de : (1) maximiser la variabilité des largeurs de cernes (2) maximiser la variation commune parmi les échantillons et (3) minimiser la variabilité des largeurs de cernes due à des paramètres non climatiques, qu'on appelle « bruit » (Fritts, 1976). Il sera question de la notion de bruit plus en détail dans la section 1.3.2.4 du présent chapitre.

1.1.4 La variabilité à haute et basse fréquence

La variabilité à haute fréquence réfère aux variations à court terme chez l'arbre, e.g., annuelles ou saisonnières. Il s'agit d'un des meilleurs indicateurs de stress climatique, car il rend compte de changements à court terme dans le climat, soit la variabilité année après année (Fritts, 1976). Pour leur part, les variations à basse fréquence

s'étendent sur plusieurs années, décennies ou siècles. Différentes échelles spatiales et temporelles peuvent être étudiées grâce aux cernes des arbres, allant de quelques hectares à un hémisphère, et passant de quelques heures à des centaines d'années (Hughes, 2002).

1.1.5 L'interdatation

Ce principe est exclusif à la dendrochronologie et en fait d'ailleurs la grande force. En effet, une grande partie de la robustesse de cette approche tient au fait que les chronologies sont valables seulement si les cernes sont homologués entre eux (Fritts, 1976; Hughes, 2002). Dans une même région, les arbres réagissent souvent de façon similaire aux variations climatiques. Par exemple, durant les années particulièrement arides ou froides, la majorité des arbres verront leur croissance diminuer (Fritts, 1976). C'est ainsi que l'on met en place des années repères qui permettront d'interdater les échantillons provenant d'une même région. Une année repère est définie comme une année de croissance très faible (cerne étroit), observable dans les cernes de la majorité des individus d'un site (Fritts, 1976). Outre l'identification des années repères, on doit examiner le synchronisme général des autres cernes, reconnaître les portions problématiques et retourner à l'échantillon pour tenter d'identifier un cerne manquant ou absent (Fritts, 1976).

1.2 Dendroistopie : principes

La dendroistopie (étude des ratios isotopiques des cernes d'arbres) est une spécialisation relativement nouvelle de la dendroclimatologie (McCarroll et Loader,

2004). Approche relativement récente, de nombreuses questions demeurent irrésolues, et ce, même si l'origine des variations est de mieux en mieux comprise. Les ratios isotopiques peuvent informer sur des évènements climatiques tels que : les sécheresses, la quantité de précipitations, les flux de carbone, etc. Les compositions isotopiques varient en fonction du fractionnement qui agit différemment selon les matrices. En effet, il est possible d'extraire des ratios isotopiques de la cellulose de sphaignes, de carottes de glace, de sols, etc. Or, prélever les ratios isotopiques des cernes d'arbres présente deux avantages uniques; soit une résolution annuelle parfaite et la possibilité d'interdater les échantillons entre eux pour remonter dans le temps (O'Leary, 1988; Hughes, 2002; McCarroll et Loader, 2004).

D'autre part, il faut savoir que les compositions isotopiques sont exprimées en termes de rapport correspondant à la concentration d'un isotope rare (Ir) sur celle de l'isotope le plus abondant (Ia). Cela exprime l'abondance isotopique (relative): $R = (Ir/Ia)$ d'un élément donné (Hilaire-Marcel, 2014). La notation δ est utilisée, c'est-à-dire la différence relative, pour mille (‰), des rapports isotopiques d'un échantillon et d'un étalon, pour exprimer une composition isotopique (Tiré de Hilaire-Marcel, 2014):

$$R = (Ir/Ia) \quad (1)$$

$$\delta (\text{échantillon/étalon}) = [(R \text{ échantillon}/R \text{ étalon}) - 1] 10^3 \quad (2)$$

L'étalon utilisé est le V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite). Son rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ a été fixé à $(11\,237.2 \pm 2.9) 10^{-6}$ (Craig, 1957).

1.2.1 Le fractionnement isotopique par la plante

Avant d'expliquer le fonctionnement du fractionnement isotopique du carbone, il est nécessaire de définir les caractéristiques mêmes de ces isotopes. D'abord, il existe au total 15 isotopes du carbone dont trois principaux soit le ^{12}C , le ^{13}C et le ^{14}C qui diffèrent par leur masse et par leur abondance relative dans l'atmosphère, le ^{12}C étant de loin le plus abondant (Hilaire-Marcel, 2014). Le ^{14}C est moins utilisé afin de connaître le climat passé, car il est radioactif et se dégrade avec le temps alors que les isotopes ^{12}C et le ^{13}C sont stables. En effet, grâce à cette caractéristique, ces derniers sont considérés comme des archives climatiques qui témoignent des conditions du milieu pour chaque année (Mc Carroll, 2004). En général, les processus de fractionnement isotopique sont soit reliés au temps (réactions chimiques et transport) ou à des questions d'équilibre (équilibre chimique, dissolution et changement de phase) tous deux importants chez les plantes (O'Leary, 1988). Dans cette optique, il est à noter que l'arbre utilise davantage le ^{12}C car il est plus léger et plus facile à métaboliser. En effet, lorsque les molécules se percutent les unes contre les autres lors des différentes étapes d'acquisition du carbone par la plante, la plus légère (^{12}C) se déplace plus loin plus facilement, et est donc assimilée plus facilement par l'arbre (Farquhar et O'Leary, 1982).

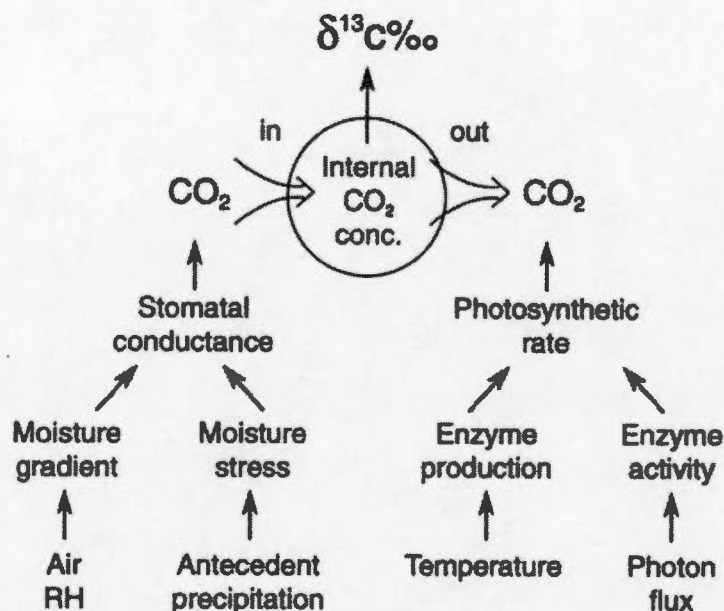


Figure 2: Modèle de l'influence du climat sur les concentrations internes de CO_2 dans les chambres stomatales. Effet sur le $\delta^{13}\text{C}$. (Tiré de McCarroll et Pawellek, 2001)

Grâce à la figure 2, il est possible de constater que les ratios isotopiques du carbone varient en fonction des caractéristiques climatiques du milieu selon la température, l'ensoleillement, les précipitations et l'humidité relative (Au et Tardif, 2012; McCarroll et Pawellek, 2001). Cette figure démontre aussi que le fractionnement isotopique de l'arbre se produit principalement en fonction du taux photosynthétique et de la conduction stomatale (O'Leary, 1988; Warren *et al.*)

Chez les arbres, comme pour toutes les plantes C_3 , le fractionnement se produit (1) lorsque l'air est transporté à travers la couche limite et le stomate (diffusion), ainsi que (2) lorsque le CO_2 est dissout à l'intérieur de la cellule, puis parvient au chloroplaste (carboxylation) (O'Leary, 1988; Dupouey, 1993). En relation

d'interdépendance, les deux processus (diffusion et carboxylation) sont d'abord déterminés par le ratio isotopique de l'air ambiant, puis respectivement par la conduction stomatale et le taux photosynthétique (Farquhar et O'Leary, 1982).

De son côté, le fractionnement par diffusion est modulé par la conduction stomatale qui est principalement affectée par l'humidité relative de l'air et du sol (McCarroll et Pawellek, 2001). Le fractionnement par diffusion s'opère lorsque l'arbre ajuste l'ouverture de ses stomates lors de la respiration (McCarroll et Loader, 2004). À ce moment, le carbone est respiré par l'arbre à travers les stomates et est emmagasiné dans un espace de transition, processus qui est réversible, car le carbone a la possibilité de ressortir si les stomates s'ouvrent davantage (O'Leary, 1988). La quantité de ^{13}C à l'intérieur de la feuille comparativement à l'atmosphère est alors estimée à environ -4.4 ‰ (Farquhar et O'Leary, 1982). Or, lorsque l'arbre doit fermer ses stomates parce qu'il est stressé hydriquement, il se voit contraint d'utiliser le carbone déjà emmagasiné dans ses feuilles donc beaucoup plus de ^{13}C est assimilé (McCarroll et Loader, 2004).

Chez les plantes où la température est le facteur limitant, le taux photosynthétique est déterminé par l'ensoleillement ainsi que par la température (McCarroll et Pawellek, 2001). Le taux photosynthétique affecte la carboxylation, processus irréversible qui est considéré comme principal responsable de la variation de $\delta^{13}\text{C}$ entre l'air et l'arbre (différence de -27 ‰ contre -4.4 ‰ pour la diffusion) (Warren *et al.*, 2001). C'est lorsque le CO_2 est utilisé par l'enzyme photosynthétique rubisco que le fractionnement par carboxylation se produit. Encore une fois, les processus biologiques prioriseront l'absorption du ^{12}C ayant une réactivité plus efficace (Warren *et al.*, 2001). La carboxylation est un processus inhérent à la photosynthèse qui se produit après la diffusion. Il informe donc à la fois sur le taux photosynthétique de l'arbre, mais aussi sur la conductance stomatale. Par exemple, si le taux

photosynthétique est très élevé et que l'ouverture stomatale ne permet pas une acquisition de carbone suffisante, l'arbre est contraint d'utiliser du ^{13}C plutôt que du ^{12}C . Cela a pour effet de modifier le ratio isotopique disponible dans le cerne; il sera davantage enrichi en ^{13}C . Pour finir, il faut souligner qu'il existe des processus de fractionnement suivant la carboxylation, mais qu'ils ne sont pas pris en compte, car ils se soldent par un fractionnement isotopique négligeable (O'Leary, 1988).

1.2.2 Calcul du fractionnement isotopique

La discrimination isotopique qui se produit à l'intérieur de l'arbre sera souvent exprimée par la formule (tiré de McCarroll et Loader, 2004):

$$\Delta\text{‰} = a + (b-a) (c_i / c_a) \quad (3)$$

Où a est la discrimination contre le ^{13}C durant la diffusion à l'intérieur des stomates (-4.4 ‰), b est la discrimination due à la carboxylation (-27 ‰). Finalement, c_i représente la quantité de carbone intercellulaire de la feuille et c_a celui de l'air ambiant (Farquhar et O'Leary, 1982; Saurer *et al.*, 2004; Harlow *et al.*, 2006). Or, il existe différentes façons d'effectuer ce calcul, dont certaines qui prennent en compte la diminution constante du ^{13}C dans l'atmosphère due à la combustion des énergies fossiles riches en isotopes légers (^{12}C) (McCarroll et Loader, 2004). Les valeurs de CO_2 atmosphérique auxquelles on peut s'attendre au niveau du carbone contenu dans les cernes des arbres après les deux étapes de fractionnement oscillent entre -20 ‰ et -30 ‰. (Mc Carroll, 2004). À titre informatif, selon les normes établies au niveau international, le ratio de $\delta^{13}\text{C}$ de l'air ambiant est considéré comme étant de -8 ‰

(VPDB) (Mc Carroll, 2004). Donc, les tissus des plantes sont appauvris en ^{13}C par rapport au CO_2 atmosphérique.

1.3 L'arbre : témoin des variations climatiques de son milieu

La présente section offre un survol des résultats de quelques études traitant de la réponse des largeurs de cernes et des ratios isotopiques au climat (Fritts, 1976; Francey et Farquhar, 1982; Leavitt et Long, 1982; Schleser et Jayasekera, 1985; Korner, 1991; Leavitt et Long, 1991; Dupouey, 1993; Loader *et al.*, 1995; Saurer *et al.* 1995, 1997; Anderson *et al.*, 1998; Brooks *et al.*, 1998; Hofgaard *et al.*, 1999; Warren *et al.*, 2001; Hughes, 2002; Ferrio *et al.*, 2003; McCarroll et Loader, 2004; Saurer *et al.*, 2004; Johnstone et Chapin, 2006; Roden, 2008; Vaganov *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Ogurtsov *et al.*, 2011; Au et Tardif, 2012; Naulier *et al.*, 2015,).

Différents résultats sont présentés pour chaque indicateur ce qui permettra de discuter des forces et des faiblesses de ceux-ci.

1.3.1 Réponse des largeurs de cernes au climat

Les largeurs de cernes offrent des informations précieuses et généralisables sur le climat. Les mécanismes qui déterminent la variabilité interannuelle des cernes d'arbres sont relativement bien compris, particulièrement pour les arbres qui poussent près de la limite de distribution de leur espèce (Hughes, 2002). Cependant, parce que les variations résultent d'une combinaison de facteurs, elles peuvent être difficiles à isoler et à interpréter. En général, les cernes des arbres seront plus étroits à l'issue

d'une saison où les conditions de croissance ont été mauvaises (faibles précipitations, faible quantité de lumière, températures froides). Au contraire, si les conditions ont été favorables, le cerne sera plus large (Fritts, 1976). Or, dans un cas comme dans l'autre, il est difficile de déterminer le facteur dominant et donc, de connaître la véritable cause des variations. De plus, des conditions autres que climatiques viennent aussi influencer la réponse des largeurs de cernes au climat, comme les conditions de l'année précédente et l'emplacement géographique.

1.3.1.1 L'impact des conditions de l'année précédente

Dans des études sur le climat, il est primordial de tenir compte des conditions de l'année précédant la croissance du cerne. En effet, les largeurs de cernes peuvent également corrélérer avec les précipitations de l'année précédente, tout cela en fonction de la capacité de l'arbre et du site à contenir l'eau (Fritts, 1976). L'arbre est définitivement influencé par le climat de l'année précédente dans l'optique où une grande partie du bois de l'année courante peut être formé à partir des réserves de l'année qui précède (Vaganov *et al.*, 2009).

1.3.1.2 L'emplacement géographique

Les facteurs limitant la croissance dans les forêts changent également avec la latitude. En général, l'effet limitant des précipitations diminue à mesure que la latitude augmente, la température l'emportant alors sur le stress hydrique (Hofgaard *et al.*, 1999). Silva *et al.* (2010) ont observé que la croissance de l'épinette noire des sites les plus au nord était justement corrélée avec la température. Cependant, leurs résultats démontrent aussi que celle des érables rouges est corrélée avec la température, mais dans les sites les plus au sud (Silva *et al.*, 2010). Cela témoigne donc d'une différence de réaction, non seulement au niveau des espaces géographiques, mais au sein des espèces entre elles, particularité dont on doit aussi tenir compte (Fritts, 1976). Aussi, il faut savoir que les largeurs de cernes offrent parfois un signal hétérogène au climat, un même facteur environnemental pouvant

influencer des individus de différentes façons, et ce, même au sein d'une même population (Fritts, 1976).

En résumé, parce que la croissance offre un signal qui est difficilement attribuable à un seul facteur climatique, il semble que les largeurs de cernes pourraient être un indicateur qui, lorsque pris de façon isolée, manque de précision. Dans cette optique, il est avantageux qu'ils soient pris en complémentarité avec un autre indicateur comme les ratios isotopiques.

1.3.2 Réponse des ratios isotopiques au climat

Comme vu précédemment, les ratios isotopiques des arbres sont d'excellents indicateurs du climat. Dans la section suivante, il sera question des différents types de réponses des ratios isotopiques des arbres au climat selon d'autres études.

1.3.2.1 L'ensoleillement

L'ensoleillement affecte le taux photosynthétique qui, en contrepartie, influence la composition isotopique du cerne; on peut donc associer la composition isotopique avec la durée d'ensoleillement et l'angle du soleil (Leavitt et Long, 1982). Ogurtsov *et al.* (2011) ont d'ailleurs démontré que les ratios isotopiques du carbone corrélaient bien avec le cycle du soleil et les taches solaires, et ce, sur plusieurs centaines d'années.

1.3.2.2 Les précipitations et l'humidité relative

Plusieurs études soutiennent que le $\delta^{13}\text{C}$ répond de façon significative aux variations d'humidité atmosphérique et de précipitations (Leavitt et Long, 1991; Loader *et al.*, 1995, Ferrio *et al.*, 2003, Johnstone et Chapin, 2006; Saurer *et al.* 1995, 1997; Ferrio *et al.*, 2003; Brooks *et al.*, 1998). Les précipitations et l'humidité relative peuvent influencer à la fois l'ouverture stomatale et la quantité d'eau disponible pour la photosynthèse (Leavitt et Long, 1982). Dupouey (1993) a d'ailleurs établi que la disponibilité en eau d'un site est responsable de la majorité des variations interannuelles de ^{13}C dans le nord-est de la France. Il souligne tout de même que lors d'années de grande abondance hydrique, l'irradiation solaire pourrait avoir un rôle significatif (Dupouey, 1993). Plus récemment, Roden (2008) a démontré que les ratios isotopiques du carbone corrélaient de façon significative avec l'efficacité d'utilisation d'eau de l'arbre (water use efficiency, WUE), la sécheresse et le déficit de pression de vapeur (vapor pressure deficit, VPD). Ferrio *et al.* (2003) ont démontré que les différences en $\delta^{13}\text{C}$ du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) sont expliquées par le bilan hydrique de différents sites dans la région de la Méditerranée. Dans le plateau central de la Suisse, Saurer *et al.* (1997) soutiennent que plus le stress hydrique augmente, plus la quantité de ^{13}C dans l'arbre sera élevée. Pour les forêts du centre nord du Canada, Brooks *et al.* (1998) ont aussi démontré que les variables de flux d'eau souterraine et d'humidité relative sont significativement corrélées avec leurs résultats de $\delta^{13}\text{C}$.

1.3.2.3 La température

Dans d'autres contextes, la température a aussi été placée comme premier facteur influençant le $\delta^{13}\text{C}$, et ce, de façon positive ou négative (Anderson *et al.*, 1998; Silva *et al.*, 2010, Au et Tardif, 2012; Naulier *et al.*, 2015). Selon Saurer *et al.* (2004) lorsque les arbres sont près de leur limite nordique de distribution, ils répondent de façon inverse à la température; la croissance est diminuée, car la température induit un stress hydrique. Pour sa part, Au (2012) a prouvé que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ses échantillons situés en sites mésiques au centre du Canada, sont corrélées positivement avec les températures minimales et maximales de la saison de croissance de l'année courante. Silva *et al.* (2010) en sont venus à des conclusions similaires pour un gradient latitudinal dans le nord de l'Ontario, au Canada. La latitude a aussi un effet sur le rôle que jouent les températures dans le fractionnement. En effet, Korner (1991) a démontré que lorsque l'on compare des sites aux moyennes de température semblables, mais à différentes latitudes (i.e., basse altitude/haute latitude versus haute altitude/basse latitude), les valeurs de ^{13}C augmentent vers les pôles.

1.3.2.4 Sources de bruits

Malgré la robustesse des indicateurs isotopiques, certaines variations demeurent inexpliquées. En effet, des facteurs non environnementaux peuvent venir brouiller la réponse des largeurs de cernes ou des isotopes au climat. Plusieurs chercheurs ont tenté de répondre à ces interrogations via différentes hypothèses. Par exemple, Warren *et al.* (2001) ont démontré que durant l'hiver et le printemps, une part de bois initial est formée grâce à la remobilisation du carbone fixé durant l'année précédente. Cela prouve que le bois de printemps n'est pas totalement indépendant de l'année

précédente, d'où l'importance d'en tenir compte lors de l'analyse des données. En effet, les conditions climatiques d'une année peuvent modifier le fonctionnement physiologique de la plante lors de l'année suivante (Dupouey, 1993). Des caractéristiques comme la portée du système racinaire, la taille des cellules de xylème, la quantité de substances mises en réserve durant l'hiver dans les racines et l'écorce sont toutes déterminées par le climat de l'année précédente et modifieront l'efficacité d'utilisation d'eau de l'arbre (Dupouey, 1993).

Dans un autre ordre d'idée, Warren *et al.* (2001) ont aussi démontré que les arbres se trouvant en altitude discriminent moins le ^{13}C . En effet, la pression partielle du CO_2 et du O_2 diminue avec l'altitude et induit des variations au niveau de l'anatomie, la morphologie et la physiologie de la feuille, ce qui influence le fractionnement isotopique (Warren *et al.*, 2001). L'altitude et la latitude font aussi varier les paramètres édaphiques (e.g l'âge du sol, la profondeur, la quantité et le type de nutriments présents ainsi que le drainage) qui modulent le taux de discrimination isotopique (Warren *et al.*, 2001). Les variations de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent aussi être dues en partie à des adaptations physiologiques au sein d'un même peuplement ou de peuplements différents (Ferrio *et al.*, 2003; McCarroll et Loader, 2004). Il faut donc tenir compte de ces variables en comparant des échantillons entre eux.

Finalement, il ne faut pas négliger qu'au fur et à mesure de sa croissance, l'arbre subira des changements physiologiques qui, eux aussi, peuvent interférer dans le signal climatique. En effet, l'arbre utilise différemment le carbone en début de vie. Les jeunes arbres recyclent du CO_2 déjà assimilé par le sol, diminué en $\delta^{13}\text{C}$, ce qui doit être considéré comme un biais pour les premières années de croissance (Schleser et Jayasekera, 1985). En effet, les données indiqueront un enrichissement en ^{13}C qui résulte de la concentration élevée de cet isotope dans le CO_2 respiré plutôt que de refléter les processus physiologiques de la plante.

1.3.3 Complémentarité des indicateurs

Étant issu des mêmes processus, combiner les analyses de ratios isotopiques et des largeurs de cernes permet de contre-vérifier la concordance des informations offertes par les deux indicateurs (Dupouey, 1993). En réalité, les ratios isotopiques du carbone permettent de déterminer l'effet du climat sur les échanges gazeux de la plante, alors que la croissance des cernes est un indicateur de l'apport total en carbone de l'arbre (Silva *et al.*, 2010). L'étude complémentaire des largeurs de cernes et les ratios isotopiques offrent donc davantage d'informations paléoclimatiques que l'étude isolée de chacun d'eux (Saurer *et al.*, 1997). Cette association a notamment permis de mettre en relation les cernes étroits avec des valeurs plus élevées de ^{13}C , ce qui permet de valider la concordance de la réponse entre les deux indicateurs (Francey et Farquhar, 1982). Au final, la possibilité de tester la précision des ratios isotopiques et des largeurs de cernes par rapport à des données climatiques instrumentales en fait des outils robustes et uniques. Combinés, ils permettent de bien comprendre le climat passé et de mieux prédire les tendances d'interactions plantes/atmosphère futures (Hughes, 2002; Silva *et al.*, 2010).

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1 Région et site d'étude

2.1.1 Portrait général et climat

L'aire d'étude est située entre le 48^e et le 55^e parallèle, gradient latitudinal qui couvre trois domaines bioclimatiques du Bouclier canadien : la sapinière à bouleau blanc, la pessière à mousse et la pessière à lichen (MFFP, 2015). Le climat de la région est dominé par des masses d'air sèches provenant des régions polaires durant l'hiver, alors que dominant des fronts humides et chauds venant de régions maritimes et tropicales durant l'été (Huang *et al.*, 2010). Au sud du gradient (station météorologique de La Sarre), la température annuelle moyenne maximale est atteinte en juillet avec 23.6 °C alors que la plus basse est enregistrée en janvier avec -24.3 °C. Au site le plus au nord du gradient (station Poste-de-la-baleine-A), la température annuelle moyenne maximale atteinte est de 15.9 °C en août tandis que la température minimum est de -29.6 °C en février (MDDELCC, 2015). Les précipitations annuelles au sud du gradient s'élèvent à 917.60 mm alors qu'au nord elles se chiffrent à 660.80 mm (MDDELCC, 2015).

2.1.2 Caractéristiques et localisation des sites



Figure 3: Localisation des sites (ABI : Abitibi, ROD : Lac Rodayer, RAD : Radisson, KUU : Kuujuarapik) (Fond de carte : ArcGis, 2015)

2.1.2.1 Abitibi (ABI)

Le site le plus au sud du gradient est situé Abitibi à 24 km au sud de Rouyn-Noranda (48°06'09,79''N et 79°21'59,27''O). Cette région du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc est caractérisée par des dépôts ayant été mis en place au cours ou suite à la dernière glaciation. Les dépôts argileux provenant du lac proglaciaire Barlow-Ojibway sont les plus répandus dans la région alors que les tills et les sables et graviers fluvio-glaciaires se trouvent aux endroits où le relief positif le permet (Veillette, 1994; FERLD, 2004). En zone mésique co-dominent l'épinette blanche, et le sapin baumier associé à des bouleaux blancs. En milieux moins favorables s'installent l'épinette noire, le pin gris et le mélèze (MFFP, 2015).

Située aux abords du lac Opasatica, la crête rocheuse où ont été prélevés les échantillons héberge une des plus vieilles forêts de la région. Cette pessière noire à thuya et à pin blanc est exempte de perturbations humaines ou naturelles depuis au moins 265 ans (FERLD, 2004). De structure inéquienne, cette forêt s'avance à l'intérieur du lac Opasatica suivant la crête rocheuse qu'elle colonise, donnant lieu à un milieu exposé aux vents. Les pentes abruptes de la crête expliquent les conditions xériques et les sols généralement minces où s'installent le thuya et le pin blanc. Là où les sols s'épaississent légèrement, on voit s'ajouter l'épinette noire, le sapin baumier et le bouleau blanc (MFFP, 2015).

2.1.2.2 Lac Rodayer (ROD)

Le site est situé aux abords du lac Rodayer (50°50'52,59''N, 77°38'53,79''O), région caractérisée par une topographie plane et une faible élévation par rapport au niveau de

la mer (< 500 m) (Jobidon *et al.*, 2015). Dans cette zone de la pessière à mousse, le substrat est constitué principalement d'épais dépôts glaciaires (till) sur lequel on retrouve des horizons organiques développés au-dessus de sols podzolisés (Jobidon *et al.*, 2015). Les forêts de ce territoire sont constituées de conifères matures où domine l'épinette noire qui s'associe avec le sapin baumier, le bouleau blanc ainsi que le peuplier faux-tremble (Jobidon *et al.*, 2015; MFFP, 2015).

2.1.2.3 Radisson (RAD)

Situé à un degré de latitude au-dessus de la limite de la pessière à mousse qui s'étend jusqu'au 52 ° parallèle, le site Radisson (53°32'27,00''N, 77°42'30,8''O) fait partie de la pessière à lichen qui se distingue par la faible densité de son couvert forestier. Encore une fois dominante, l'épinette noire se reproduit le plus souvent de façon végétative plutôt que sexuée, car les conditions de croissance dans cette région sont difficiles (degrés jours de croissance et précipitations faibles) (MFFP, 2015). Le sapin baumier et le pin gris qui atteignent leur limite de distribution à cette latitude s'associent aux peuplements d'épinettes.

2.1.2.4 Kuujjuarapik (KUU)

Le site Kuujjuarapik (55°17'26,70''N, 77° 42' 30,81''O) est à la jonction entre la pessière à lichen et la toundra forestière qui est délimitée par la rivière Grande-Baleine (MFFP, 2015). Le substrat de cette région est constitué principalement d'épais dépôts sableux et se distingue des autres sites par son pergélisol discontinu (CEN, 2014). L'épinette blanche est largement dominante sur la côte de la baie

d'Hudson (Laliberté, 2006), les peuplements d'épinettes noires s'installant seulement sur les crêtes rocheuses où l'horizon organique est très mince.

Tableau 1: Tableau récapitulatif des caractéristiques des sites et des échantillons

Site	Coordonnées	NB	TMA	TMSC	PTA	PTSCM	EMDS	AD	AMI	CHPM	EPS	SNR
KUU	55°17'26,70''N, 77°42'30,81''O	7	-4,52	9,35	633,11	220,53	20 à 40	1841	86	63,4	0,88	7,13
RAD	53°32'27,00''N, 77°42'30,80''O	5	-2,97	12,19	681,2	233,75	+ de 100	1901	81	63,4	0,94	14,12
ROD	50°50'52,59''N, 77°38'53,79''O	5	-0,8	14,1	783,91	284,77	N/A	1750	199	N/A	0,70	2,29
ABI	48°06'09,79''N, 79°21'59,27''O	9	1,78	16,17	874,23	278,93	10 à 30	1866	85	77,4	0,93	12,46

Tableau 1: NB : nombre d'individus. TMA : Température moyenne annuelle (°C). TMSC : Température moyenne de la saison de croissance : Juin-Juillet-Août (JJA). PTA : Précipitations totales annuelles moyennées (1960-2002) (mm). PTSCM : Précipitations totales de la saison de croissance (JJA) moyennées (1960-2002) (mm). EMDS : Épaisseur moyenne du sol (portion inorganique) (cm). AD : Année de départ. AMI : Âge minimum des individus. CHPM : Circonférence hauteur poitrine moyennée (cm). EPS : Express population signal (Signal commun de la population). SNR : signal to noise ratio (le ratio de signal climatique par rapport au bruit).

Les données climatiques utilisées proviennent toutes de la base de données CRU TS 3.1 et ont été interpolées par point pour chaque site via Climate Explorer (Trouet et Oldenborgh, 2013).

2.3 Échantillonnage

2.3.1 Choix des sites

L'échantillonnage a été fait en suivant deux fiches de terrain (annexe A et B) afin de s'assurer de l'homogénéité de la collecte de données. Il est très important de choisir des sites semblables au niveau des caractéristiques biotiques et abiotiques pour arriver à les comparer entre eux (Fritts, 1976). Il faut donc éviter le bruit qui pourrait être causé par des différences intersites telles que : la pente, le drainage, le substrat, la

structure du peuplement, sa densité, les perturbations (ex. feu), etc. (McCarroll et Pawellek, 1998). Pour la présente étude, des milieux mésiques à modérément xériques ont été choisis. Les arbres qui s'y trouvent sont potentiellement plus stressés, donc davantage sensibles aux variations climatiques que ceux d'environnements mal drainés (McCarroll et Loader, 2004). Les sites ont également été choisis en fonction de l'âge moyen des individus et de la structure du peuplement. Par souci d'homogénéité, tous les sites sont peuplés de forêts équiennes de plus de 100 ans.

2.3.2 Sélection des individus

Au total, 10 à 15 épinettes noires ont été échantillonnées dans chacun des quatre sites. L'épinette noire a été choisie comme espèce de prédilection pour cette étude, car elle a une grande amplitude écologique et elle domine la végétation régionale de la forêt boréale nordique du NEAN depuis plus de 7000 ans (Arseneault, 2010; Ali *et al.*, 2009). De plus, les cernes de l'épinette noire sont relativement faciles à interdater, car les individus ont une longue durée de vie, allant de 200 à 400 ans (Arseneault, 2010).

Pour ce qui est du choix des arbres, il faut s'assurer que ceux-ci soient tous semblables au niveau de leur port (droit), de la compétition environnante (trois plus proches voisins doivent être non dominants), de la microtopographie, e.g. s'assurer qu'ils ne se trouvent pas dans une zone trop concave ou convexe. Pour la présente étude, les arbres ont tous été sélectionnés selon les mêmes critères (Annexe I). Pour éviter que les séries soient empreintes d'un effet juvénile, les arbres ont aussi été sélectionnés en fonction de leur âge (Robertson *et al.*, 1997). Il doit être supérieur à 80 ans afin de pouvoir supprimer les 30 premières années de croissance de l'arbre, car comme mentionné plus haut, celui-ci utilise différemment le carbone en début de vie

(Schleser et Jayasekera, 1985). Le but est donc de trouver des arbres n'ayant pas trop de compétiteurs, assez âgés, et ayant eu une croissance sans perturbation majeure; il est ainsi plus facile d'extraire un signal climatique.

L'échantillonnage se fait à une hauteur constante où l'arbre est coupé en entier fournissant une galette grâce à laquelle on peut observer la croissance de l'arbre globalement (McCarroll et Pawellek, 1998). Des galettes entières sont prélevées afin de pouvoir mesurer les largeurs de cernes sur plusieurs rayons et de s'assurer qu'il n'y ait aucune perturbation (ex. bois de réaction, cicatrices glacielles) (McCarroll et Pawellek, 1998). Au site Abitibi, considéré comme un écosystème forestier exceptionnel, le carottage de deux à trois rayons par arbre a été substitué à la coupe totale. Au total, 9 arbres ont été sélectionnés au site ABI pour les analyses dendrochronologiques et isotopiques, 5 au site ROD, 5 au site RAD et 7 au site KUU (voir Tableau 1 pour détails).

2.4 Traitement laboratoire et analyses statistiques

2.4.1 Sablage, datation et mesure des cernes

Avant d'expliquer les différentes étapes de laboratoire, il faut préciser que le port de gants de latex, le nettoyage des instruments et de la surface de travail (à l'aide de méthanol) sont nécessaires entre chaque manipulation. Cela permet d'éviter la contamination au carbone de source externe ainsi que la contamination croisée entre les échantillons.

La première étape du traitement laboratoire consiste à sabler chaque galette ou carotte sur un des deux côtés en passant du papier sablé 80 à 320 afin de bien voir les cernes.

Par la suite, il faut dater les individus manuellement sous un binoculaire. Les années repères ont été utilisées afin de procéder à une vérification initiale de la datation des individus. Ensuite, il faut mesurer les largeurs de cernes des individus sur un minimum de deux rayons par arbres (Tardif *et al.*, 2008). Pour ce faire, chaque échantillon est numérisé afin d'importer ces images dans le logiciel OSM où elles seront mesurées.

Pour la découpe des cernes individuels nécessaires à l'analyse isotopique, il faut prélever une languette de 2 à 3 millimètres d'épaisseur et d'environ 1 centimètre de large dans chaque galette. Cette dernière est sablée avec du papier au grain 80 à 400 afin de bien voir les limites entre le bois final d'une année et le bois initial de la prochaine. En ce qui concerne les carottes, il suffit de sabler tous les côtés avec la même technique que pour les languettes.

2.4.2 Méthode de découpe

Une fois les languettes et les carottes sablées, l'étape suivante consiste à la découpe individuelle de chaque cerne. Celle-ci se fait sous un binoculaire à l'aide de scalpels no 3 avec les lames 10 et/ou 12. Les cernes seront emballés individuellement dans du papier d'aluminium avant d'être pesés, homogénéisés par année et par site. Pour ce faire, il faut peser tous les échantillons, déterminer le plus petit poids, réduire les autres à la même masse pour les broyer ensemble et obtenir un seul signal annuel par site.

2.4.3 Méthode de broyage

Afin d'extraire un signal commun d'un site pour chaque année, il est impératif d'homogénéiser les échantillons à l'aide d'un broyeur (Pulverisette 0 de Fritsch), jusqu'à l'obtention de morceaux de 30-40 mesh (0,4 à 0,5 mm) le but étant de comparer les variations intersites et non pas entre les individus. Chaque année broyée et homogénéisée est mise dans une pochette en fibre de verre (ANKOM F57 Filter Bags) qui résiste à l'extraction chimique de la cellulose. La pochette est scellée avec le *Heat Sealer* (for ANKOM Filter Bags, 120v, 50/60HZ), puis identifiée.

2.4.4 Extraction de la cellulose

L'holocellulose est extraite à l'aide d'un extracteur, suivant le protocole de Leavitt et Danzer (1993). D'abord, il est nécessaire d'éliminer les résines et les huiles avec du toluène et de l'éthanol, la lignine avec de l'acide acétique et du NaClO_3 , substances qui sont par la suite neutralisées au rinçage à l'eau désionisée, avant de les faire sécher au four à 70 °C. Une fois l'extraction complétée, 1.4 mg d'holocellulose est pesé pour chaque échantillon et placé dans des capsules d'aluminium avant d'être analysé au spectromètre de masse (Leavitt et Danzer, 1993).

L'holocellulose est utilisée, plutôt que le bois total, en raison de sa composition. Le bois total est formé de nombreux composés isotopiquement différents et mobiles alors que les composés cellulosiques sont relativement immobiles (Leavitt et Danzer, 1993). L'holocellulose reste confinée aux cernes de croissance dans laquelle elle a été formée, alors que le bois total contient des composés mobiles qui peuvent se déplacer à travers les frontières dudit cerne (Leavitt et Danzer, 1993).

2.4.5 Spectromètre de masse : mesurer les ratios isotopiques

En 1924, Francis William Aston invente le spectromètre de masse alors que les travaux postérieurs d'Harold Urey, publiés en 1947, permettront de comprendre les propriétés thermodynamiques distinctes des espèces isotopiques (Hilaire-Marcel, 2014). Ces découvertes ont révolutionné les études isotopiques en géologie dans les années 1950-1960, puis ont été utilisées en biologie, chimie organique et biogéochimie au début des années 1970 (Hilaire-Marcel, 2014).

Aujourd'hui, avant de pouvoir obtenir les concentrations isotopiques des cernes d'arbres, la matière doit d'abord être convertie sous la forme gazeuse appropriée pour la spectrométrie de masse (McCarroll et Loader, 2004). Pour la présente étude, les rapports isotopiques de la cellulose ont été mesurés en mode dynamique à l'aide d'un analyseur élémentaire (MicroCube™) couplé à un IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer) triple collecteur (Isoprime 100™) au laboratoire d'isotopes stables du GEOTOP à l'UQÀM.

2.4.6 Analyses statistiques

Toutes les chronologies de largeurs de cernes ont été standardisées avec une spline cubique (Cubic Spline, paramètres par défaut) à l'aide du logiciel PAST4 et l'autocorrélation entre les années successives n'a pas été retirée. La standardisation a pour objectif premier de transformer les valeurs de largeurs de cernes en indices de dimension uniforme (Lebourgeois et Merian, 2012). Elle tend ainsi vers une uniformisation des variations de croissance indépendamment des différences d'âge et

de productivité entre les arbres échantillonnés (Fritts, 1976). Les courbes de croissance moyennes sont construites à partir de séries individuelles qui doivent avoir des moyennes comparables afin de minimiser les biais causés par des différences de croissance trop grandes entre les individus (Nicault *et al.*, 2011).

À titre exploratoire, des corrélations mobiles (corrélations de Pearson, fenêtre de 21 ans centrée sur l'année t) ont été calculées afin d'évaluer la stationnarité des relations entre le climat, les largeurs de cernes et les séries isotopiques. Par la suite, une analyse de variance primaire et secondaire a permis de quantifier l'influence et le poids de chacune des deux variables climatiques utilisées (précipitations et températures moyennes) sur les données mensuelles de croissance et de ratios isotopiques. Ces analyses statistiques exploratoires ne sont pas présentées dans la section résultats, car elles ont seulement permis de préciser l'angle d'analyse et de mieux comprendre les tendances climatiques des données. Elles ne constituent pas un résultat à proprement parler, elles ne seront donc pas discutées ultérieurement.

Avant de présenter les analyses statistiques incluses sous forme de résultats, il faut savoir qu'elles ont toutes été calculées avec l'application DplR (Dendrochronology Program Library software package) de R (Bunn, 2008). Les premiers résultats statistiques sont les chronologies de largeurs de cernes indicées et de ratios isotopiques de tous les sites (1960-2002) (figure 9). Par la suite, des tableaux de corrélations entre les chronologies de largeur de cernes indicées et les séries isotopiques des différents sites ont été calculés (Tableau 2). Une matrice de corrélations de Pearson a ensuite été développée pour chaque site mensuellement afin de détecter le lien entre le climat et les chronologies de largeurs de cernes et d'isotopes sur la période de 1960 à 2002 (figure 8). Toutes les corrélations de Pearson de cette matrice ont été calculées à partir du mois de juin de l'année précédant la formation du cerne ($t-1$) jusqu'au mois d'octobre de l'année courante (t) (17 mois au total). Des corrélations segmentées en deux parties (1960-1980 et 1981-2002), ont

aussi été calculées pour le climat, chaque indicateur et chaque site afin d'évaluer les tendances dans les séries temporelles de températures/précipitations, i.e., l'effet de divergence (figure 6, 7, 11 et 12). Pour toutes les corrélations calculées, une analyse de corrélation de type « bootstrapped » a ensuite permis d'évaluer les résultats à un intervalle de confiance de 0.05. Cette méthode permet de tester la stationnarité d'une relation sur une période donnée en appliquant un ré-échantillonnage aléatoire répété (Huang *et al.*, 2010). Pour se faire le test pige aléatoirement un nouveau jeu de donnée dans la matrice de données originale avec lequel on calcule une corrélation. Par conséquent, on détruit la relation temporelle séquentielle entre les années. Il s'agit d'un test robuste contre l'autocorrélation qui est communément utilisé en dendrochronologie.

2.4.7 Données climatiques

Les données climatiques utilisées proviennent de la base de données de CRU TS 3.1 (Harris *et al.*, 2014), et ont été interpolées via le site internet Climate Explorer (Trouet et Oldenborgh, 2013). Deux jeux de données principaux ont servi aux différents calculs statistiques soit : les précipitations mensuelles totales (en mm) et les températures mensuelles moyennes. Les données CRU TS 3.1 ont été choisies, car les stations météorologiques d'où provient leur base de données se situent à une distance raisonnable de chacun des sites de l'étude. De plus, ces données couvrent la période d'analyse visée par la présente recherche.

2.4.8 Limites actuelles de l'approche

En regard du traitement laboratoire, il importe de souligner que la dendroisotopie comporte ses difficultés techniques. Les principaux problèmes qui peuvent être

rencontrés lors de recherches sur les variations isotopiques se rattachent aux manipulations de laboratoire et aux coûts engendrés. En effet, l'extraction de la cellulose demande de multiples étapes où le danger de contamination des échantillons est omniprésent. Non seulement il faut rester méticuleux à l'exécution de toutes les manipulations (sablage, découpe, broyage et extraction de la cellulose), mais ces dernières prennent beaucoup de temps. De plus, les coûts d'analyse au spectromètre de masse sont très élevés. Le nombre d'échantillons utilisés dans les études est d'ailleurs souvent réduit à la fois parce que les analyses de laboratoire sont ardues, mais surtout qu'elles sont très onéreuses.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3.1 Caractéristiques du climat

Les données climatiques (températures et précipitations) de tous les sites pour la période à l'étude (1960-2002) ont été compilées dans deux graphiques afin de mettre les principales tendances en évidence (figures 4 et 5). Des tableaux de corrélations entre les différentes séries ont également été produits afin d'évaluer la relation qu'entretiennent les sites entre eux (tableaux 2 et 3).

Des quatre sites, c'est KUU qui enregistre la plus forte augmentation des températures entre 1960 et 2002 avec un coefficient de pente de 0.05 ($p \leq 0.05$) (figure 4). Pour sa part, le site ABI est caractérisé par le réchauffement le plus modeste avec un coefficient de 0.03 ($p \leq 0.05$).

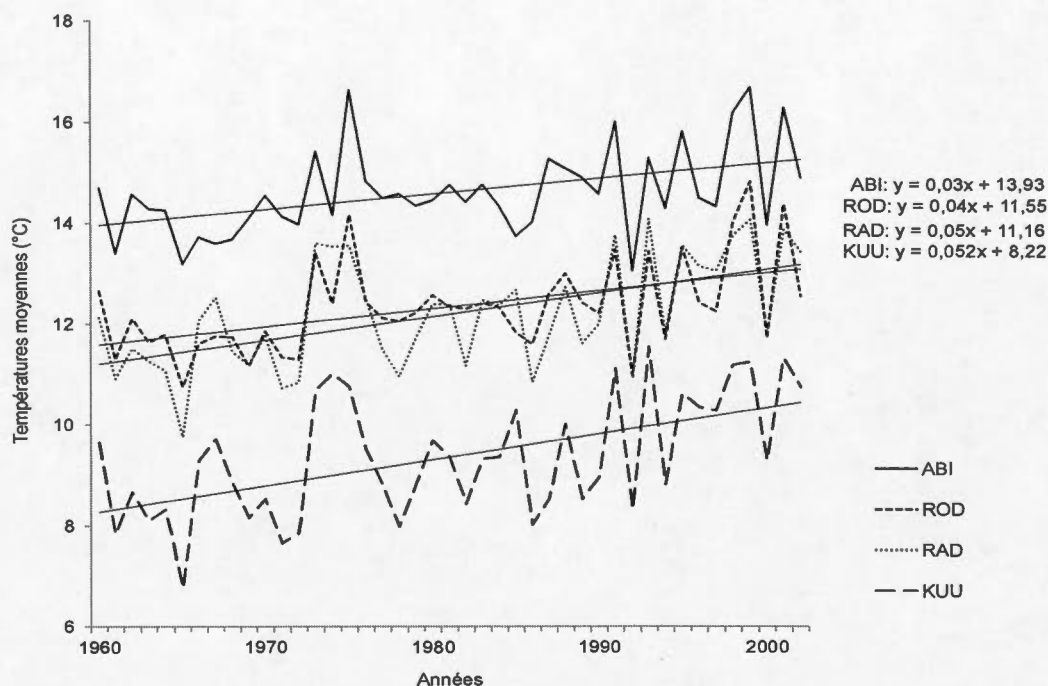


Figure 4: Graphique des températures moyennes pour la saison de croissance (JJA) de chaque site sur la période 1960-2002.

En ce qui concerne les corrélations intersites, il faut souligner que les séries de tout le gradient sont très fortement corrélées entre elles (r entre 0.74 et 0.98, $p \leq 0.05$) (Tableau 2).

Tableau 2: Tableau de corrélations entre les séries de température moyenne de la saison de croissance de chaque site. **: $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$

Température moyenne de la saison de croissance (JJA)				
	ABI	ROD	RAD	KUU
ABI	1	**0,95	**0,83	**0,74
ROD	x	1	**0,94	**0,88
RAD	x	X	1	**0,98
KUU	x	X	x	1

Pour ce qui est des précipitations totales pour la saison de croissance (JJA) moyennées sur la période 1960-2002, KUU est le site qui reçoit le moins de précipitations (220.53 mm) et ABI, celui qui en reçoit le plus (278.93 mm) (figure 5, tableau 1).

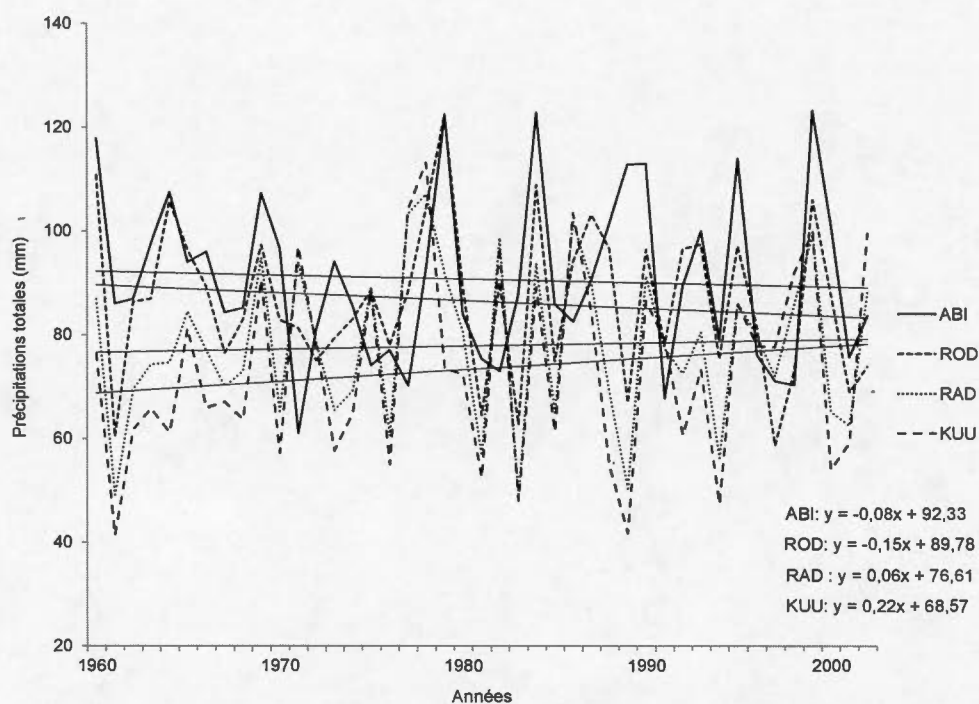


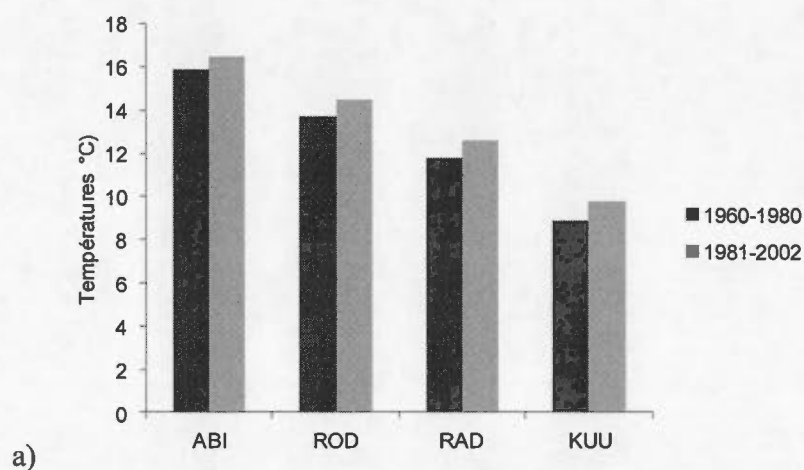
Figure 5: Graphique des précipitations totales pour la saison de croissance (JJA) de chaque site annuellement, sur la période 1960-2002

Au niveau des corrélations entre les séries, les corrélations sont moins élevées que du côté des températures, quoique tout de même assez fortes (r entre 0.01 et 0.95, $p \leq 0.05$ ou non significative) (Tableau 3).

Tableau 3: Tableau de corrélations entre les séries de précipitations totales pour la saison de croissance de chaque site. **: $p \leq 0.05$ et *: $p \leq 0.1$

Précipitations totales de la saison de croissance (JJA)				
	ABI	ROD	RAD	KUU
ABI	1	**0,67	0,24	0,01
ROD	x	1	**0,72	**0,48
RAD	x	x	1	**0,95
KUU	x	x	x	1

Étant donné qu'un des objectifs de l'étude est d'évaluer la stationnarité des relations arbres/climat dans le temps, il est intéressant de voir comment le climat se modifie sur des périodes segmentées (1960-1980 et 1981-2002) durant la saison de croissance (JJA), mais aussi durant le printemps précédent celle-ci (avril et mai). Au niveau des températures, il est possible de constater qu'elles augmentent pour tous les sites du gradient autant au printemps qu'à l'été lorsqu'on compare 1960-1980 et 1981-2002 (figures 6 a et b). ABI demeure le site le plus chaud au courant des deux périodes alors que KUU est toujours le plus froid.



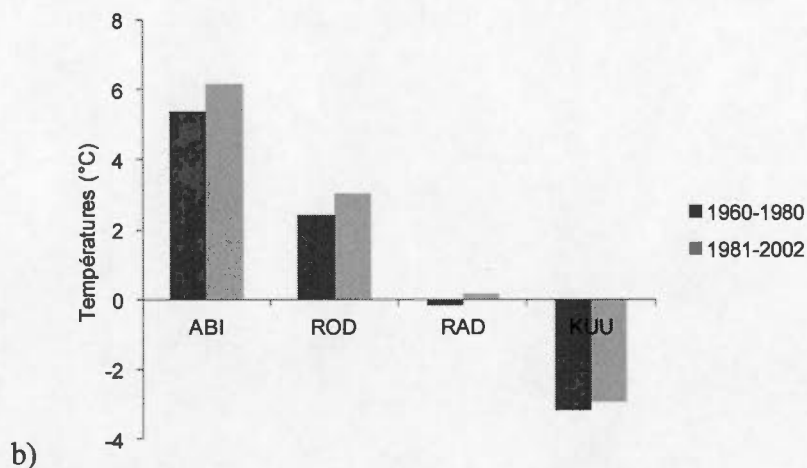


Figure 6: Températures moyennes sur deux périodes (1960-1980 et 1981-2002) a) pour la saison de croissance (JJA) et b) pour le printemps précédant la saison de croissance (avril-mai). En (°C).

En ce qui concerne les précipitations d'été, il est possible de remarquer qu'elles diminuent pour tous les sites sur la période 1981-2002, excepté KUU où elles demeurent stables (figure 7a). Du côté des précipitations printanières, ces dernières augmentent pour tous les sites pour la période 1981-2002 comparativement à 1960-1980 (figure 7b). On remarque que tant au niveau des précipitations printanières qu'estivales, KUU est toujours le site le plus sec des quatre.

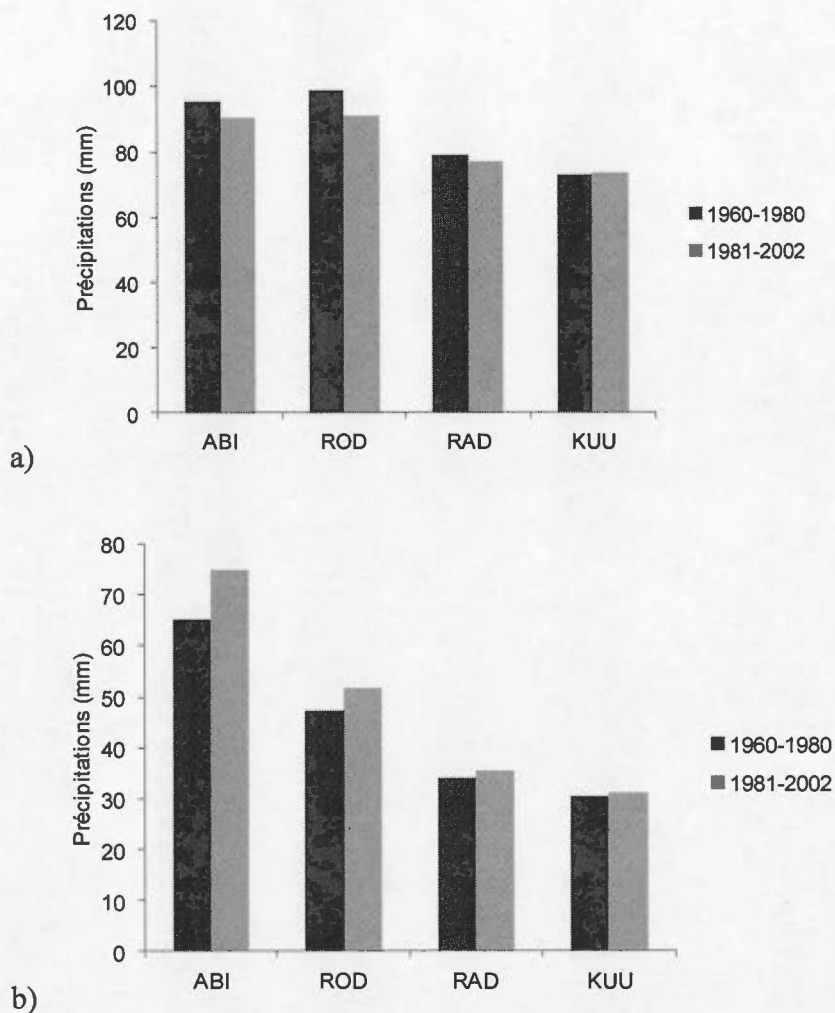


Figure 7: Précipitations totales moyennées sur deux périodes (1960-1980 et 1981-2002) a) pour la saison de croissance (JJJ) et b) pour le printemps précédant la saison de croissance (avril-mai). En (mm).

3.2 Relation entre les largeurs de cernes et le climat

En regard de la figure 8b, il est possible de constater que les largeurs de cernes corrélient de façon positive avec les températures de printemps et d'été et que cette relation se renforce vers le nord du gradient. En effet, pour les sites situés plus au nord, cette variable a une importance croissante suivant le gradient : RAD ($r = 0.3$, p

≤ 0.05) et KUU ($r = 0.5, p \leq 0.05$). Au contraire, les sites au sud, ABI ($r = 0.1$, non significatif) et ROD ($r = 0.1$, non significatif) ne sont pas influencés par les températures de printemps. Or, la figure 8a démontre que ces sites sont plutôt influencés négativement par les températures de l'été précédent (ABI : $r = -0.35, p \leq 0.05$ et ROD $r = -0.4, p \leq 0.05$), mais positivement par les températures d'hiver (ABI : $r = 0.3, p \leq 0.05$) et d'automne (ABI : $r = 0.3, p \leq 0.05$ et ROD : $r = 0.2, p \leq 0.1$). Comme les sites au sud du gradient, KUU ($r = -0.45, p \leq 0.05$) présente une forte relation négative avec les températures d'été.

En ce qui concerne la relation entre les largeurs de cernes et les précipitations, il existe une relation positive avec l'été de l'année précédente pour ABI ($r = 0.3, p \leq 0.05$), RAD ($r = 0.2, p \leq 0.1$), et KUU ($r = 0.6, p \leq 0.05$) (figure 8c). La croissance des cernes est aussi favorisée par les précipitations du mois d'août, et ce, de façon plus marquée dans les sites nordiques e.g. RAD ($r = 0.6, p \leq 0.05$) et KUU ($r = 0.6, p \leq 0.05$) contrairement à ABI ($r = 0.2, p \leq 0.1$) et ROD ($r = 0$, non significatif) qui sont peu ou pas affectés (figure 8d).

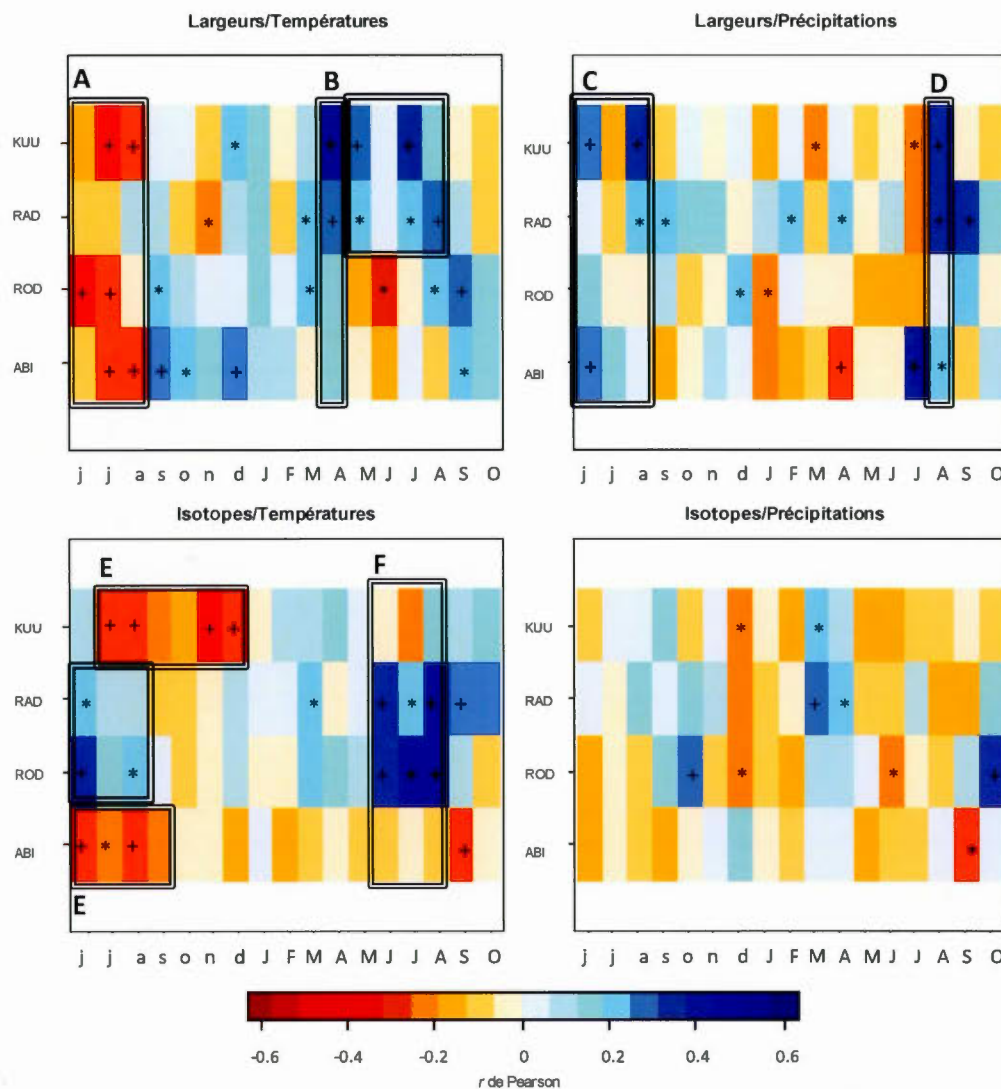


Figure 8: Corrélations de Pearson entre les températures moyennes et les précipitations totales mensuelles avec les largeurs de cerne et les ratios isotopiques pour la période de juin de l'année précédente (j) à octobre de l'année courante (O). Les encadrés A à F se rapportent à des phénomènes explicités dans le texte. + : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$

La figure 9 permet de comparer les chronologies de largeurs de cernes entre elles. D'abord, autour des années 1970 tous les sites ont enregistré une augmentation de croissance, quoique décalée de quelques années pour les sites les plus nordiques (RAD et KUU) (figure 9a). Autour de 1975, la croissance diminue dans l'ensemble du gradient (figure 9b). Plus tard, au tournant des années 2000, il y a une légère augmentation pour tous les sites puis une période de faible croissance généralisée entre 1980-2002 (figure 9c).

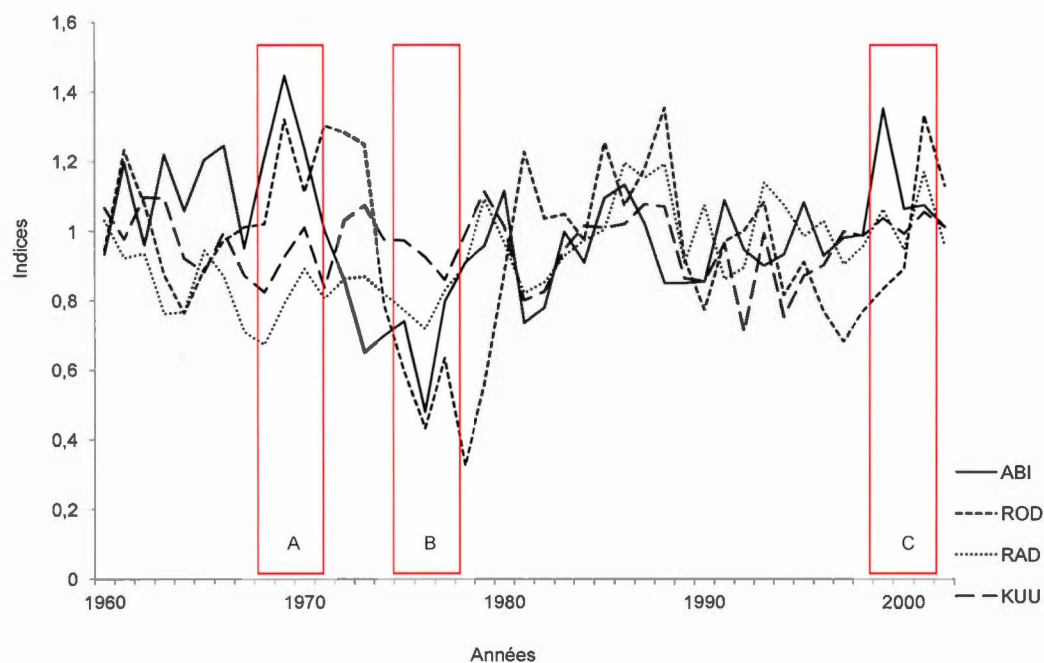


Figure 9: Chronologies des largeurs de cernes indicées de tous les sites, 1960-2002

Tableau 4: Tableau de corrélations entre les chronologies de largeur de cernes des différents sites ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$

Largeurs de cernes				
	ABI	ROD	RAD	KUU
ABI	1	0,28 *	0,10	0,14
ROD	x	1	0,18	0,09
RAD	x	x	1	0,35 **
KUU	x	x	x	1

La matrice de corrélation de Pearson présentée au tableau 4 montre que les chronologies de largeurs de cernes des différents sites corrélaient faiblement avec leurs voisins (r entre 0.1 et 0.35, la majorité non significatives). Il faut aussi souligner que RAD et KUU entretiennent la corrélation intersites la plus forte ($r = 0.35$, $p \leq 0.05$) suivis de près par ABI et ROD ($r = 0.28$, $p \leq 0.1$).

3.3 Relation ratios isotopiques et climat

La figure 8, présentée un peu plus haut, est très informative en ce qui a trait à la relation climat/ratios isotopiques. D'abord, il est possible de remarquer que les ratios isotopiques d'ABI ($r = -0.3$, $p \leq 0.05$) et KUU ($r = -0.45$, $p \leq 0.05$), situés aux extrêmes du gradient, réagissent de façon négative avec les températures de l'année précédente (figure 8e). Pour leur part, les sites RAD ($r = 0.2$, $p \leq 0.1$) et ROD ($r = 0.4$, $p \leq 0.05$) réagissent positivement aux températures de l'été précédent. Ces derniers entretiennent également une forte relation positive avec les températures de l'été courant; RAD ($r = 0.4$, $p \leq 0.05$) ROD ($r = 0.6$, $p \leq 0.05$) (figure 8f).

En ce qui concerne les précipitations, les corrélations significatives avec les rapports isotopiques du carbone sont plus rares pour l'ensemble du gradient. On peut toutefois souligner quelques relations comme le lien négatif avec le mois de décembre de l'année précédente pour les sites ROD ($r = -0.25, p \leq 0.1$) et KUU ($r = -0.25, p \leq 0.1$) et avec juin de l'année courante pour le site ROD ($r = -0.25, p \leq 0.1$), puis avec septembre de l'année courante pour ABI ($r = -0.4, p \leq 0.1$). D'autre part, il y a une relation positive avec les précipitations de mars pour les sites RAD ($r = 0.3, p \leq 0.05$) et KUU ($r = 0.2, p \leq 0.1$) ainsi qu'avec les mois d'octobre de l'année courante ($r = 0.5, p \leq 0.05$) et précédente ($r = 0.3, p \leq 0.05$) pour ROD.

La figure 10, présente les chronologies de $\delta^{13}\text{C}$ pour tous les sites et démontre clairement que le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ s'affaiblit vers le nord avec -22,73 ‰ de moyenne pour ABI à près de -23.7 ‰ de moyenne pour KUU. Les valeurs minimales et maximales des séries isotopiques de KUU (-24,86 ‰ et -22,79 ‰) et ABI (-23,66 ‰ et -21,81 ‰) témoignent également de l'affaiblissement du ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ vers le nord. En regard des courbes de la figure 10, il est possible de remarquer qu'entre 1960 et 1980 la réponse des ratios isotopiques au climat est assez similaire entre les sites. Après 1980, les tendances communes entre les sites tendent à s'effacer.

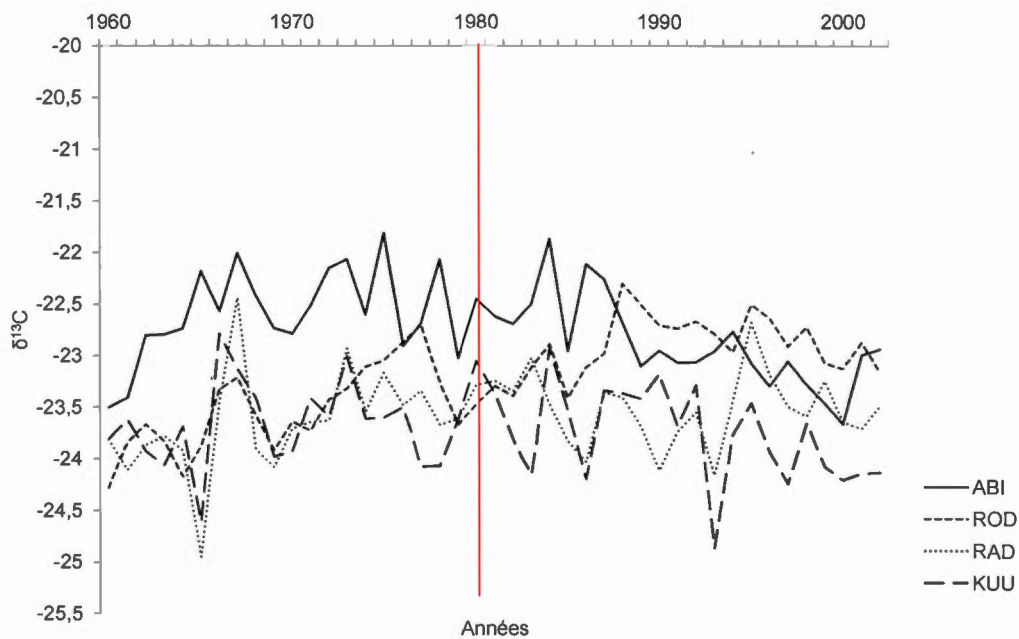


Figure 10: Chronologies des mesures de ratios isotopiques de tous les sites, 1960-2002. ($\delta^{13}\text{C}$ en ‰)

Une matrice de corrélation a aussi été calculée pour les chronologies de ratios isotopiques (tableau 5). D'abord, il est clair que les relations entre les sites voisins ne sont pas stables. Les séries isotopiques d'ABI et de ROD ne corrélaient pas entre elles ($r = -0.08$, non significatif), alors que les séries de ROD et de RAD entretiennent un coefficient r de 0.38 de ($p \leq 0.05$). Pour leur part, RAD et KUU enregistrent la relation la plus forte, avec un coefficient r de 0.43 ($p \leq 0.05$). Étonnamment, la relation entre KUU et ABI est non nulle ($r = 0.27$, $p \leq 0.1$), alors que ces deux sites sont les plus éloignés.

Tableau 5: Tableau de corrélations entre les chronologies de $\delta^{13}\text{C}$ des différents sites ** : $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$

$\delta^{13}\text{C}$				
	ABI	ROD	RAD	KUU
ABI	1	-0,08	0,14	0,27 *
ROD	x	1	0,38 **	0,09
RAD	x	x	1	0,43 **
KUU	x	x	x	1

3.4 Stationnarité de la réponse des arbres au climat

La figure 11 présente des corrélations sur des périodes segmentées (1960-1980 et 1981-2000), ainsi que sur la période totale étudiée (1960-2002), entre les données de largeurs de cernes et les températures moyennes de la saison de croissance (JJA). Malgré le fait que la plupart des corrélations ne sont pas significatives statistiquement, il faut noter une tendance à l'augmentation de la corrélation avec les températures du sud au nord du gradient, et ce, pour l'ensemble des périodes. Seules les valeurs aux extrêmes du gradient sont significatives (ABI : 1960-1980, $r = 0.38$, $p \leq 0.1$ et KUU : 1980-2002, $r = 0.45$, $p \leq 0.1$).

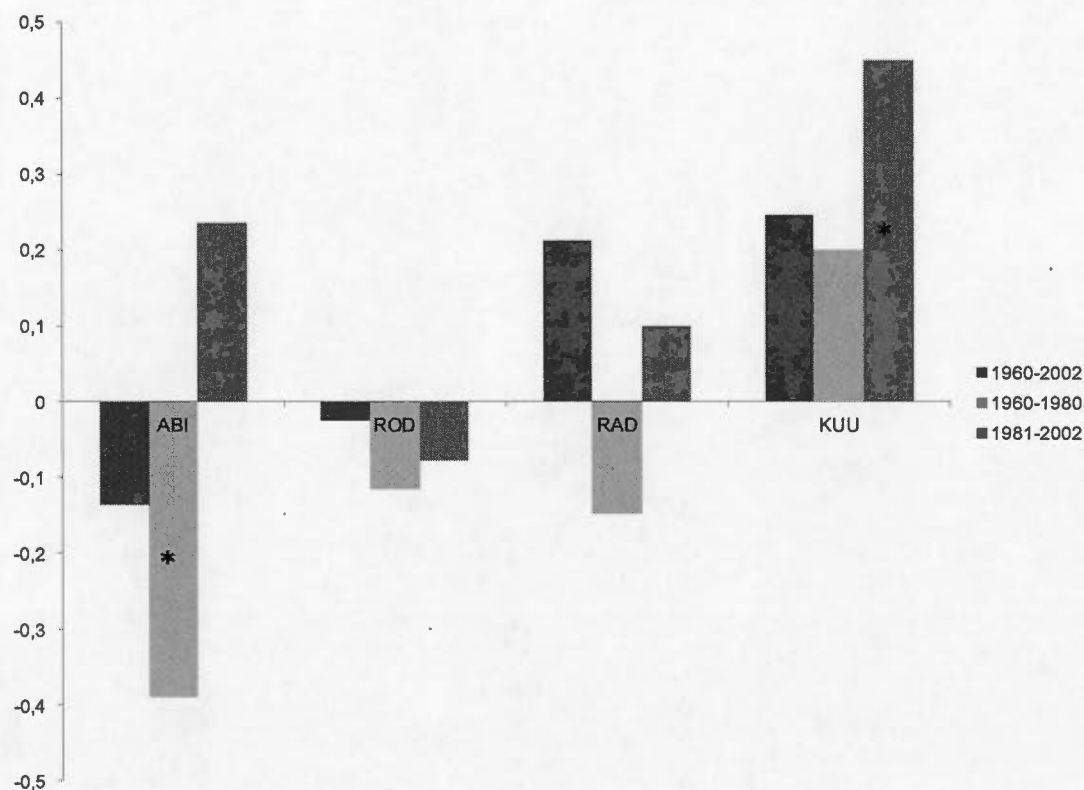


Figure 11: Histogramme des corrélations sur périodes segmentées et totales entre les températures moyennes de saison croissance (JJA) et les largeurs de cernes de tous les sites. * : $p \leq 0.1$

Pour sa part, la figure 12 présente les corrélations sur les périodes segmentées et totale entre les données de $\delta^{13}\text{C}$ et les températures moyennes de la saison de croissance (JJA). Les sites ROD et RAD répondent de façon positive et relativement stationnaire à travers le temps. Pour ces deux sites, la période 1960-1980 (ROD : $r = 0.5$, $p \leq 0.1$ et RAD : 0.75 , $p \leq 0.05$) et 1960-2002 (ROD : 0.55 , $p \leq 0.05$ et RAD : $r = 0.45$, $p \leq 0.05$) corrèle de façon fortement positive avec les températures alors que la période 1981-2002 corrèle faiblement avec celles-ci (ROD : $r = 0.15$ et RAD $r = 0.25$, p non significatives). Pour leur part, la corrélation des sites ABI et KUU se modifie dans le temps, passant de positive à négative, ce qui a pour effet de diminuer la corrélation pour l'ensemble de la période étudiée. Pour KUU, la différence est si

importante entre les périodes segmentées (1960-1980 : $r = 0.55$, $p \leq 0.05$ et 1981-2002 : $r = -0.4$, $p \leq 0.1$) que la corrélation sur l'ensemble de la période (1960-2002) devient nulle ($r =$ moins de 0.1). Il importe de souligner que les corrélations du site ABI ne sont pas significatives et ne seront donc pas discutées.

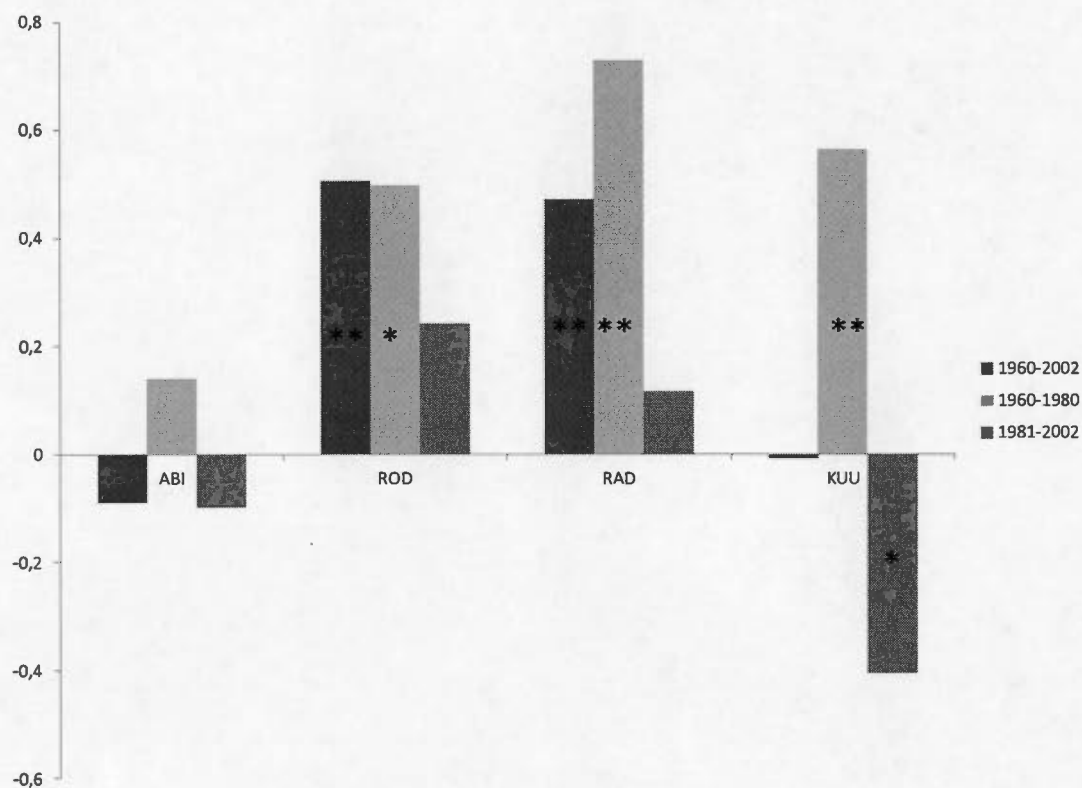


Figure 12: Histogramme des corrélations segmentées entre les températures moyennes de la saison croissance (JJA) et le $\delta^{13}\text{C}$. **: $p \leq 0.05$ et * : $p \leq 0.1$

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4.1 Mécanismes de la réponse au climat

4.1.1 Largeurs de cernes

4.1.1.1 Effet des températures de printemps et d'été

La réponse des épinettes noires au climat est complexe. D'abord, en termes de réponse commune, l'analyse de la figure 8b a permis de déterminer que les températures d'avril jouent un rôle positif sur la productivité de l'épinette noire dans la forêt boréale du NEAN, surtout au nord du gradient. Ces conclusions corroborent les résultats d'autres études menées dans la région, qui ont aussi noté un fort lien positif entre la productivité des forêts d'épinettes noires et les températures printanières (Nicault *et al.*, 2015; Hofgaard *et al.*, 1999; Huang *et al.*, 2010). Afin d'expliquer ce phénomène répandu, il faut spécifier que les températures élevées d'avril peuvent être associées à un début de photosynthèse hâtif, qui allonge la saison de croissance (Huang *et al.*, 2010). Selon Graumlich (1993), les conifères sont donc favorisés, car leur feuillage sempervirent leur permet d'enclencher le processus de photosynthèse dès que les conditions nécessaires sont réunies. Il a aussi été démontré

que l'apport de chaleur précoce au printemps permet au sol de dégeler plus rapidement; l'arbre retrouve donc toutes ses fonctions physiologiques tôt dans la saison, laissant un accès facile à l'eau issue du dégel (Goodine *et al.*, 2008). Aussi, étant donné que la fenêtre climatique de croissance rétrécit à mesure que l'on monte vers le nord, l'effet des températures de printemps est croissant le long du gradient (Hoffgard, 1999; Tardif *et al.*, 2008).

Pour leur part, les températures d'été semblent avoir plus d'effet sur la productivité au nord du gradient qu'au sud. Cela est conforme aux résultats attendus pour ces latitudes. En effet, Nicault *et al.* (2015) ont démontré qu'au-delà du 54^e parallèle (correspondant au site KUU de la présente étude) les températures d'été deviennent le principal facteur contrôlant la croissance des arbres. Même si la taille d'échantillon est petite ($n = 6-7$ arbres), les tendances observées corroborent donc les études existantes.

4.1.1.2 Effet des températures de l'hiver et de l'été précédent

Si au nord du gradient les températures d'été dominant, au sud ce sont les températures de l'été et de l'hiver précédents qui ont le plus d'effet (juillet-août et décembre) (figure 8). Le site ABI est le plus touché par les températures de l'hiver précédent, alors que les autres sites présentent une influence moins marquée. Les températures douces en hiver ont un effet bénéfique au site ABI, probablement parce qu'elles minimisent les dommages au tissu cambial, aux bourgeons et aux feuilles, causés par les épisodes de gel extrêmes (Huang, 2010). Inversement, les hivers froids

auront un impact négatif sur la croissance du printemps suivant, car certaines parties de l'arbre, nécessaires à la photosynthèse, auront été endommagées par les températures extrêmes.

Pour leur part, les températures chaudes de l'été précédent ont un effet négatif marqué sur les largeurs de cernes, partout à travers le gradient (figure 8a). Les travaux de Hofgaard *et al.* (1999) ont fait état de ce phénomène pour l'épinette noire et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) dans un gradient situé dans la forêt boréale du NEAN entre le 48^e et le 50^e parallèle. Dans cette région, les épinettes noires apparaissent favorisées par un été humide précédant la saison de croissance (Hofgaard *et al.*, 1999). Les températures chaudes et sèches d'été ont parfois pour effet d'augmenter l'évapotranspiration de façon trop importante, ce qui provoque un stress hydrique important au sein des populations d'épinettes noires (Girardin *et al.*, 2014). La présente étude en témoigne : il existe une corrélation négative avec les températures de l'été précédent et une relation positive avec les précipitations de la même période pour la quasi-totalité des sites (ABI, RAD, KUU) (figure 8c). Cela corrobore l'hypothèse selon laquelle la corrélation négative avec l'été précédent pourrait être due à un stress hydrique issu de sécheresses induites par des températures trop élevées par rapport aux précipitations.

4.1.2 Ratios isotopiques

4.1.2.2 Relation avec les températures de l'été précédent

Les températures de l'été précédent ont aussi un effet négatif marqué sur les ratios isotopiques (figure 8e). En effet, ABI et KUU corrélaient négativement avec les températures de l'année précédant la saison de croissance (figure 8e). Quelques récentes études ont exploré l'effet de l'année précédente sur les variations du $\delta^{13}\text{C}$ des arbres, offrant ainsi de nouvelles explications sur ce phénomène (e.g. Vaganov *et al.*, 2009; Driscoll *et al.*, 2005). Ces dernières ont d'ailleurs permis de mettre en lumière les différentes stratégies utilisées par l'arbre pour optimiser sa réponse à la hausse récente des températures. Une des stratégies consiste à puiser dans les ressources en carbone de l'année précédente. D'abord, il a été démontré que chez les conifères, les hydrates de carbone emmagasinés lors de l'année précédente (appelé «réserves») pourraient contribuer à la croissance de l'année courante (Hansen et Beck, 1994). La contribution des réserves à l'année courante est estimée à près de 42 % pour l'espèce *Larix decidua* Mill. situé près de sa limite de distribution alpine en Suisse, il s'agit donc d'un apport important (Von Felten *et al.*, 2007). Il faut savoir que la composition isotopique des réserves est aussi modulée par les conditions dans lesquelles elles sont emmagasinées. Vaganov *et al.* (2009) ont démontré que le $\delta^{13}\text{C}$ des réserves est moins négatif (enrichi en ^{13}C) lors d'une bonne année de croissance. Donc, lorsque l'arbre est contraint de puiser dans ses réserves, par exemple lors de conditions hydro-climatiques stressantes, cela pourrait se traduire par une hausse du ^{13}C puisque les réserves sont elles-mêmes enrichies en C^{13} . Ainsi, il s'avère que dans certains cas le $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose des épinettes noires du NEAN peut être à la fois un indicateur des conditions climatiques de l'année courante et de l'année précédente.

D'autres travaux ont conclu que la corrélation avec l'année précédente serait liée à un début de saison de croissance hâtif caractérisé par des températures de printemps élevées (Driscoll *et al.*, 2005, Vaganov *et al.*, 2009). Lorsque la température augmente, le taux photosynthétique est souvent plus élevé que la conductance stomatale. L'arbre peut donc être contraint de puiser dans ses réserves de carbone potentiellement enrichies en ^{13}C pour répondre à l'effet stimulant de l'augmentation des températures. Cela pourrait entre autres expliquer le fort lien entre les températures de l'année précédente et le ^{13}C du site KUU. La moyenne des températures des mois d'avril de la période 1960-2002 est de $-7.46\text{ }^{\circ}\text{C}$. Toutefois, certaines années enregistrent un mois d'avril beaucoup plus chaud (e.g., 1961 : $-3.23\text{ }^{\circ}\text{C}$, 1966 : $-2.54\text{ }^{\circ}\text{C}$, 1984 : $-1.75\text{ }^{\circ}\text{C}$, 1988 : $-1.94\text{ }^{\circ}\text{C}$, 1998 : $-2.84\text{ }^{\circ}\text{C}$) ce qui peut avoir permis une fonte hâtive du couvert nival et une saison de croissance avancée pour ces périodes.

4.1.2.1 Relation avec les températures d'été

Les facteurs qui influencent les ratios isotopiques sont différents de ceux qui font varier les largeurs de cernes. D'abord, les ratios isotopiques de RAD et ROD qui corrélaient positivement avec les températures d'été de l'année courante démontrent que les températures chaudes d'été favorisent un enrichissement en ^{13}C pour ces sites (figure 8f). Lorsqu'il fait chaud et sec en été, les conditions de croissance sont mauvaises en raison du déficit hydrique créé par les hautes températures. L'arbre est donc contraint à fermer ses stomates et le ^{13}C est alors utilisé davantage par l'arbre. Cette réaction est conforme à celles déjà observées dans la littérature (Tardif *et al.*, 2008; McCarroll et Pawellek, 2001; Bégin *et al.*, 2015) et est possiblement due à un taux photosynthétique particulièrement élevé par rapport à une faible conductance

stomatale. Comme Tardif *et al.* (2008) l'ont démontré au Canada, et McCarroll et Pawellek (2001) en Europe, les variations du $\delta^{13}\text{C}$ sont souvent attribuables aux températures d'été. D'ailleurs, l'étude de Bégin *et al.* (2015) menée sur l'épinette noire de la forêt boréale du NEAN, atteste que les températures chaudes d'été engendrent un stress hydrique qui fait augmenter le $\delta^{13}\text{C}$. La forte corrélation entre les températures d'été (JJA) et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour le site ROD et RAD confirme donc cette hypothèse.

Pour sa part, le site ABI ne corrèle pas avec les températures d'été (figure 8f). Ce dernier est situé au sud de la zone de distribution de l'épinette noire et serait donc théoriquement limité davantage par les précipitations que par les températures (Hofgaard *et al.*, 1999). Contrairement aux attentes, les séries isotopiques du site KUU ne corrèlent pas avec les températures d'été, ce qui s'oppose à l'hypothèse de départ : la réponse du $\delta^{13}\text{C}$ aux températures devrait augmenter suivant le gradient sud-nord (Hughes, 2002; Hofgaard *et al.*, 1999). Les causes de cette anomalie sont peut-être liées à ce qu'on appelle un effet divergence, concept qui sera défini dans la prochaine section.

4.1.3 Effet de divergence

À la lumière d'études sur le sujet, l'hypothèse de la non-stationnarité de la corrélation dans le temps (i.e. l'effet de divergence) a été considérée afin d'expliquer la distorsion de la réponse du site KUU aux températures. Grâce aux calculs effectués, il a été possible de constater qu'il existe un effet de divergence au niveau des données de largeurs de cernes ainsi que pour les ratios isotopiques.

La découverte de l'effet de divergence (D'Arrigo et al., 2008) est une mise à jour importante en dendrochronologie. Cet effet se caractérise par une non-stationnarité temporelle de la réponse des arbres au climat, principalement attribuable aux modifications récentes du climat. On qualifie de « divergente » toute série qui a enregistré une modification (souvent récente) dans les mécanismes de réponse au climat. Ce phénomène compromet l'étalonnage des fonctions de réponses faisant intervenir divers indicateurs dendroclimatiques et dendroisotopiques (Daux et al., 2011), surtout lorsque ces modèles de réponse sont basés sur l'hypothèse de la stationnarité des relations temporelles. À ce jour, diverses causes expliquant l'effet de divergence ont été identifiées dont (1) une augmentation du stress hydrique due à la hausse des températures et à la diminution des précipitations ainsi que (2) l'augmentation des températures de printemps (Driscoll et al., 2005; Hilasvuori et al., 2007; Reynolds-Henne et al., 2007; Seftigen et al., 2011).

Les corrélations segmentées (1960-1980 et 1981-2000) effectuées dans la présente étude ont permis d'évaluer la stationnarité des relations arbre/climat dans tout le gradient (figure 11 et 12). Ces analyses ont notamment permis de déterminer qu'il y a non seulement un gradient latitudinal, mais aussi un gradient temporel dans la réponse des arbres au climat. En effet, la relation entre les différents indicateurs et le climat change parfois radicalement en fonction de la période étudiée. Tel que mentionné plus haut, la relation entre les largeurs de cernes et le climat est conforme à ce qui était attendu sur la période 1960-2002 i.e. l'influence des températures se renforce vers le nord du gradient (figure 11). Toutefois, les corrélations segmentées démontrent que cette relation n'a pas été stable au fil du temps.

Entre 1960-1980, les largeurs de cernes corrèlent négativement avec les températures d'été (JJA) d'ABI, ROD et RAD, ce qui peut témoigner d'un bilan hydrique déficitaire durant la saison de croissance (figure 11). L'arbre est probablement stressé hydriquement, donc il ne peut pas profiter des températures élevées afin d'augmenter sa production cambiale. En effet, les précipitations printanières sont faibles pour l'ensemble des sites lors de cette période (figure 7b). Les températures chaudes d'été pourraient donc avoir un effet néfaste, car elles augmenteraient l'évapotranspiration d'un sol qui possède déjà peu de réserves hydriques. Cela est conforme avec l'hypothèse (1) énoncée dans le paragraphe précédent, concernant l'effet négatif des températures sur les conditions hydriques.

Entre 1981 et 2002, la relation largeurs de cernes/températures devient positive pour les sites ABI et RAD. Le site KUU est aussi affecté, mais la corrélation qui était déjà positive ne fait qu'augmenter. Cela pourrait être dû à l'amélioration des conditions de croissance des mois de juin-juillet-août, autant au niveau des températures que des précipitations. En effet, la température moyenne de la saison de croissance (JJA) pour tous les sites entre 1981-2002 témoigne d'une augmentation de près d'un degré °C sur 43 ans pour chacun d'eux. Pour leur part, les précipitations totales moyennes de cette même période (JJA) diminuent pour tous les sites sauf KUU où elles demeurent relativement stables. Pour ABI, ROD et RAD et KUU, une augmentation des températures et une baisse (ou maintient) des précipitations devraient se solder par un bilan hydrique négatif et éventuellement mener à un stress hydrique. Or, la croissance augmente durant cette période ce qui témoigne de conditions hydriques favorables. Dans ce cas-ci, ce serait plutôt l'augmentation des précipitations de printemps sur la période 1981-2002 qui auraient un effet (figure 7b). La figure 7b, démontre d'ailleurs qu'elles augmentent significativement pour tous les sites entre 1981 et 2002. Les températures de printemps, qui sont aussi à la hausse pour cette période, pourraient contribuer au bilan hydrique positif en offrant une plus grande accessibilité à l'eau de

fonte (figure 6b). Ces conditions réunies (augmentation des températures de printemps et d'été et davantage de précipitations printanières) permettent à l'arbre d'augmenter sa croissance, car il y a une plus grande disponibilité en eau et les températures sont plus élevées.

Pour leur part, les ratios isotopiques sur la période 1960-2002 se sont avérés plus difficiles à expliquer que les largeurs de cernes et ne concordent pas avec la théorie selon laquelle une augmentation de la température devrait se traduire un enrichissement de ^{13}C dans les cernes (le taux photosynthétique étant plus élevé ou la conductance stomatale plus faible) (McCarroll et Loader, 2004). Non seulement la réponse est différente de celle attendue, mais elle est non stationnaire à travers le temps. Toutefois, contrairement à la réponse de 1960-2002, la réponse de 1960-1980 est conforme à la théorie. Les séries isotopiques y corrélient de façon positive avec les températures (coefficient de 0.6) ($p \leq 0.05$) ce qui signifie que plus il fait chaud, plus le $\delta^{13}\text{C}$ de la cellulose augmente. Cela témoigne d'une fermeture des stomates, donc d'une insuffisance de l'accès aux réserves hydriques. En effet, il a été démontré que les faibles précipitations, liées à des températures chaudes, peuvent se traduire par un abaissement de l'humidité relative et ainsi enrichir les aiguilles en ^{13}C (Naulier, 2015). Cette hypothèse est conforme avec les observations des ratios isotopiques et des largeurs de cernes : les deux indicateurs témoignent d'un stress hydrique pour la période 1960-1980. En effet, les largeurs de cernes y enregistrent une moins bonne corrélation entre la croissance et les températures au courant de ces années et les séries isotopiques répondent négativement aux températures chaudes, ce qui veut dire que les ressources hydriques sont probablement insuffisantes pour cette période (1960-1980).

Contrairement à ce qui a été observé pour la période 1960-1980, la relation entre la température et les ratios isotopiques du site KUU entre 1981 et 2002 s'inverse et devient négative ($r = -0.5$, $p \leq 0.1$). Cela signifie que plus il fait chaud, plus la quantité de ^{13}C diminue dans les cernes, témoignant d'une amélioration de l'accès aux ressources hydriques. En effet, KUU est le seul site qui n'enregistre pas une baisse de précipitations des mois de juin-juillet-août sur la période 1981-2002 (figure 7a). Cela s'ajoute à l'augmentation des précipitations printanières sur la même période (figure 7b). L'abondance d'eau réduit donc le stress hydrique et permet un apport plus important de carbone, car les stomates sont davantage ouverts. L'arbre peut donc profiter du taux photosynthétique élevé offert lors d'épisodes plus chauds. Comme les données en témoignent il y a donc une diminution de ^{13}C et une augmentation de la croissance cette période au site KUU.

D'autre part, les sites ROD et RAD sont moins touchés par l'effet de divergence. La différence entre les coefficients des deux périodes est négligeable pour ROD (r entre 0.1 et 0.15, p non significatives), alors que RAD voit son coefficient de corrélation passer de 0.75 à 0.5 ($p \leq 0.05$). Dans ce cas, il est possible de supposer que les arbres de ces régions réagissent moins fortement que KUU puisqu'ils sont plus loin de leur limite de distribution.

Comme les résultats expliqués ci-haut l'ont démontré (figures 11 et 12), les épinettes de tous les sites réagissent mieux aux températures chaudes après 1980, car elles bénéficient de conditions hydriques plus favorables lors de cette période (figure 7). En effet, selon les figures 6b, cette plus grande abondance hydrique pourrait être due aux températures printanières élevées. En effet, la majeure partie du bois étant formée au printemps, une levée de croissance hâtive donne aux épinettes noires un accès à

d'avantage d'eau de fonte en plus d'offrir une saison de croissance plus longue. Cela a pour effet de diminuer le contrôle stomatal (stomates plus ouverts, plus grande discrimination contre le ^{13}C), et d'augmenter le taux photosynthétique, ce qui alimente la production cellulaire et fait diminuer le ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. De plus, la figure 7b permet de démontrer les précipitations des mois d'avril et mai augmentent également entre 1981 et 2002. Cela augmente l'accès aux ressources hydriques des arbres pour cette période. L'hypothèse (2) énoncée ci-haut, à propos de l'effet bénéfique des températures de printemps élevées, permet donc d'expliquer en partie la réponse positive des épinettes noires à l'augmentation des températures après 1980, l'effet des précipitations n'étant pas à négliger.

Le site le plus au nord, KUU, est celui qui est le plus favorisé par l'augmentation des températures. Il faut rappeler que ce site est le seul témoignant d'une légère augmentation des précipitations sur la période 1960-1980 (figure 7a) et qu'il est également le plus sec du gradient en termes de précipitations totales. La hausse conjointe des températures et des précipitations pour ce site offre donc des conditions optimales de croissance pour l'épinette noire à cette latitude, expliquant les faibles valeurs de ^{13}C après 1980. Il faut également noter que les largeurs de cernes du site KUU augmentent à partir de 1980 (figure 10), ce qui représente une autre évidence de l'effet bénéfique des températures élevées pour les peuplements de cette latitude.

Pour leur part, les ratios isotopiques de ROD et RAD ne témoignent pas d'un effet de divergence important, signifiant que l'augmentation des températures modifie moins leurs mécanismes physiologiques. D'un autre côté, les conditions édaphiques et topographiques à l'échelle du site pourraient être à l'origine de cette différence de

réponse entre ABI/KUU et ROD/RAD. Afin d'évaluer cette hypothèse, la notion d'effet de site sera explorée dans la prochaine section.

4.1.4 Effet de site

D'abord, il faut souligner qu'autour des années 1980 la réponse des ratios isotopiques au site ABI s'inverse (même si elle est non significative), au même titre que ce qui est observé au site KUU. La corrélation des chronologies de mesures isotopiques des deux sites (coefficient de 0,27, tableau 3) atteste également d'un certain degré de similitude. La ressemblance dans la réponse d'ABI et KUU est peut-être aussi due à un effet de site, car bien que situés aux extrêmes du gradient, les conditions abiotiques des deux sites sont comparables. En effet, ABI et KUU sont tous deux situés dans des environnements où domine l'épinette blanche. Les seuls endroits où l'épinette noire peut s'installer sont sur les crêtes rocheuses munies d'un sol très mince (MFFP, 2015) et d'un accès à l'eau difficile, les rendant plus xériques que les autres sites échantillonnés. Les conditions édaphiques et topographiques semblables des deux sites expliquent peut-être pourquoi ils réagissent aux facteurs climatiques selon un patron similaire. Cela suggère que les facteurs intra-sites peuvent prendre une place importante dans la réaction des arbres au climat, et qu'il faut en tenir compte. Cependant, par manque de données instrumentales précises sur les conditions édaphiques des sites, l'analyse ne peut aller plus loin dans le cadre de cette étude.

4.1.5 Relation avec les précipitations

Il convient de souligner que les largeurs de cernes et les ratios isotopiques répondent moins fortement aux précipitations. Il est ainsi difficile de souligner de grandes tendances, excepté pour les largeurs de cernes du mois d'août qui répondent positivement aux précipitations et de façon plus importante au nord (figure 8d). À titre de rappel, les sites au nord du gradient répondent également de façon positive aux températures pour la même période (figure 8b). Ensemble, ces réponses permettent de confirmer que les deux variables agissent conjointement sur la croissance de l'épinette noire, plus sensible au climat lorsqu'elle est près de sa limite de distribution nordique.

D'autre part, il faut savoir que la faible corrélation avec les précipitations pour la plupart des sites pourrait être attribuable à d'autres facteurs. En effet, l'interpolation des données de précipitations à une échelle régionale se fait difficilement, car les données peuvent varier grandement entre le site d'échantillonnage et la station météorologique (Bégin *et al.*, 2015). Il est aussi possible que les indicateurs ne répondent pas aux précipitations parce que bien qu'influentes, elles ne sont pas le principal facteur limitant la croissance dans la région d'étude. En effet, comme l'ont démontré Porter *et al.* (2009) ainsi que Saurer *et al.* (2004), les précipitations ne sont pas le principal facteur déterminant le fractionnement du carbone dans les régions boréales. De plus, avec des moyennes de précipitations annuelles oscillant entre 635mm (KUU) et 875 mm (ABI), les sites sont loin d'être limités par l'humidité excepté lors d'étés très chauds, où les arbres peuvent être stressés au niveau hydrique (Bégin *et al.*, 2015).

CONCLUSION

À la lumière des résultats de la présente étude, les largeurs de cernes et les ratios isotopiques comme indicateurs de la réponse de la forêt boréale du NEAN aux variations du climat, se sont avérés des outils complémentaires puissants. L'utilisation d'un gradient latitudinal a permis de faire ressortir des tendances intersites qui n'avaient pas été étudiées jusqu'ici dans la région du NEAN. Dans la région d'étude, les températures ont bel et bien plus d'importance suivant le gradient du sud au nord. Cependant, il faut souligner que l'effet direct des températures sur la productivité peut, lui, être modulé indirectement par des ressources en eau sous le contrôle même des températures (via des mécanismes comme l'évaporation et l'évapotranspiration). D'autre part, la présente étude a démontré que la réponse des largeurs de cernes et des ratios isotopiques des épinettes noires de la forêt boréale du NEAN est non stationnaire à travers le temps, plus particulièrement après 1980 et que cette non-stationnarité s'accroît avec la latitude. Il a également été possible de confirmer que l'effet de l'augmentation des températures change en fonction de la latitude et de la saisonnalité. Il a aussi été intéressant de constater que les indicateurs témoignent principalement des températures, mais peuvent aussi donner une idée des conditions d'humidité.

En tant que facteurs interdépendants, il est difficile de déterminer le rôle précis des températures et des précipitations uniquement à l'aide des largeurs de cernes. C'est grâce aux mesures de ratios isotopiques qu'il a été possible de comprendre dans quel contexte physico-climatique les températures élevées peuvent avoir un effet positif ou négatif sur la croissance. Cela dépend grandement de l'emplacement géographique : les sites les plus au nord seront davantage favorisés par une augmentation des

températures, sauf si cette dernière est accompagnée d'un bilan hydrique déficitaire. Les peuplements plus au sud pour leur part, ABI en particulier, sont généralement moins sensibles aux températures d'été, mais dépendent davantage des conditions de l'année précédente. Dans ce cas, un hiver très froid aura un impact négatif sur les bourgeons et les aiguilles et l'énergie de l'arbre se concentrera d'abord sur la cicatrisation des dommages plutôt qu'à la photosynthèse. De leur côté, les peuplements nordiques sont davantage limités par la température que par les grands froids.

L'impact des facteurs climatiques sur la croissance de l'arbre dépend aussi grandement du moment de l'année auquel la variation de température ou de précipitations survient. S'il y a une augmentation de température l'hiver ou au printemps, elle sera profitable dans l'ensemble du gradient. Or une augmentation des températures d'été liée à des conditions hydriques insuffisantes aura un impact négatif sur la croissance de l'année courante ainsi que sur celle de l'année suivante.

Il importe aussi de souligner que dans la présente étude, une analyse des données édaphiques et topographiques plus exhaustive aurait permis de mieux comprendre la réponse des peuplements d'épinettes au climat. En effet, il faudrait davantage étudier les sites en tant qu'écosystème où toutes les variables seraient prises en compte. À cette fin, les conditions biotiques et abiotiques ne devraient plus être dissociées.

Encore aujourd'hui, malgré les années de travail sur le sujet, il demeure une nécessité d'en savoir plus sur la réponse de l'arbre au climat à l'échelle de l'arbre et du site (Leavitt et Long, 1991). En ce sens, la dendroisotopie est une approche prometteuse qui a permis d'éclaircir la relation arbre/climat et qui favorise la mise en place de

modèles écophysologiques pouvant permettre de mieux anticiper la réponse des arbres aux changements climatiques futurs (Loader *et al.*, 1995). Ces modèles tiennent compte de toutes les conditions de croissance du site en décomposant celle-ci en différents processus physiologiques et sont en soi une innovation scientifique importante (Bastien et Gauberville, 2011). Cependant, pour arriver à produire un tel modèle dans la région du NEAN, un affinement de la compréhension des mécanismes moteurs du fractionnement isotopique est nécessaire. Ces avancées au niveau de la science fondamentale sont indispensables dans un contexte climatique mondial au bord de la crise, où de nouvelles stratégies de protection ou de gestion des ressources forestières doivent être établies afin d'être en mesure de profiter des bienfaits des ressources de ces écosystèmes encore longtemps. Il demeure donc encore beaucoup de travail à faire au niveau de la compréhension des interactions arbres/climat afin de pouvoir harmoniser davantage la relation qu'entretient l'humain avec cet écosystème.

ANNEXE A

FICHE SITE

NOM du SITE :

PROJET :

OBJECTIFS :

DATE DE PRELEVEMENT :

Photos No :

COORDONNEES :

Lat :

Long :

ALTITUDE :

EXPOSITION GENERALE :

PENTE GENERALE :

Position Topographique



Plat

Haut de pente

Mi-pente

Bas de pente

DRAINAGE – SOL - GEOLOGIE :

HUMIDE

MESIC

SEC

Profondeur du sol :

Texture :

Nature du substrat :

DENSITE DU PEUPLEMENT

STRUCTURE DU PEUPLEMENT (équienne, inéquienne, étage, recouvrement....)

VEGETATION (especes presentes)

PERTURBATIONS (Feu, inondations, insectes, vents, neige etc...)

REMARQUES

ANNEXE B

FICHE ARBRE

Nom du SITE

ARBRE No

COORDONNEES Lat :

Long :

Photos No :

HAUTEUR :

Circonférence à hauteur de poitrine :

PENTE :

EXPOSITION :

DISTANCE AU PLAN D'EAU :

DISTANCE et CIRCONF. DES TROIS PLUS PROCHES VOISINS :

FORME DE CROISSANCE

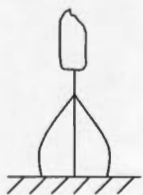
Port :

Symétrique
Asymétrique
Bougeoir
Drapeau
Etc...

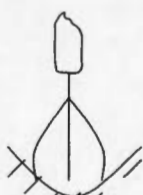
Anomalies de croissance

Bris de cimes (hauteurs) :
Cicatrices
Réitérations
Etc...

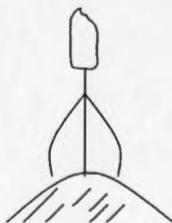
MICROTOPOGRAPHIE



Plat



Concave



Convexe

Remarques

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Achim, A. Cloutier, A. (2010). Caractéristiques anatomiques du bois des gymnospermes et des angiospermes, *La dendroécologie : Principes, méthodes et applications*. Québec : Presses de l'Université Laval, p.8-32.
- Ali, A. A. Carcaillet, C. Bergeron, Y. (2009). Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors, *Global Change Biology*, 15, 1230-1241.
- Anderson, W.T. Bernasconi, S.M. Mckenzie, J.A. Saurer, M. (1998). Oxygen and carbon isotopic record of climatic variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): An example from central Switzerland (1913-1995), *Journal of Geophysical Research*, 103, 31625-31636.
- Arseneault, D. (2010). Longues séries dendrochronologiques dans le nord-est de l'Amérique du Nord, *La dendroécologie : Principes méthodes et applications*, Québec : Presses de l'Université Laval ,p.732-747.
- Au, R. Tardif, C.R. (2009). Chemical pretreatment of Thuja occidentalis tree rings: implications for dendroisotopic studies, *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1777-1784.
- Au, R. Tardif, C.R. (2012). Drought signals inferred from ring-width and stable carbon isotope chronologies from Thuja occidentalis trees growing at their northwestern distribution limit, central Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, 531, p.517-531.
- Bastien, Y. Gauberville, C. (2011). *Vocabulaire forestier: écologie, gestion et conservation des espaces boisés*, France : Institut pour le développement forestier, 608 pages.
- Bégin, C. Gingras, M. Savard, M.M. Marion, J. Nicault, A. Bégin, Y. (2015). Assessing tree-ring carbon and oxygen stable isotopes for climate reconstruction in the Canadian northeastern boreal forest, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 423, 91-101.
- Bonan, G.B. Shugart, H.H. (1989). Environmental Factors and Ecological Processes in Boreal Forests, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 1-28.

- Brandt, J.P. Flannigan, M.D. Maynard, D.G. Thompson, I.D. Volney, W.J.A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues, *Environmental Reviews*, 21, 207–226.
- Briffa, K.R. Jones, P.D. Schweingruber, F.H. Karlén, W. Shiyatov, S.G. (1996). Tree ring variables as proxy-climate indicators: problems with low-frequency signals. In: Jones, P.D., Bradley, R.S., Jouzel, J., *Climate Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*, Berlin: Springer Berlin Heidelberg, p. 9–41
- Brooks, J.R. Lawrence, B.F. Ehleringer, J.R. (1998). Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses, *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 524–533.
- Bryant, D., Nielsen, D., Tangley, L. (1997). *Last frontier forests: ecosystems and economies on the edge*, Washington DC : World Resources Institute, 54 pages.
- Bunn, A. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26, 2, 115–124.
- CEN. Centre d'études nordiques (2014). *Complexe de recherche Whapmagoostui-Kuujuarapik*, [En ligne], <http://www.cen.ulaval.ca/page.aspx?lien=stationkuujuarapik#environnement>, page consultée le 21 juillet 2015.
- Cook, E.R. Briffa, K.R. Meko, D.M. Graybill, D.A. Funkhouser, G. (1995). The segment length curse in long tree-ring chronology development for palaeoclimatic studies. *The Holocene* 5, 2, 229–237.
- Craig, H. (1957). Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 12, 1–2, 133–149.
- D'Arrigo, R. Wilson, R. Liepert, B. Cherubini, P. (2008). On the “Divergence Problem” in Northern Forests: A review of the tree-ring evidence and possible causes, *Global and Planetary change*, 60, 289–305.
- Daux, V. Edouard, J.L. Masson-Delmotte, V. Stievenard, M. Hoffman, G. Pierre, M. Mestre, O. Danis, P.A. Guibal, F. (2011). Can climate variations be inferred from tree-ring parameters and stable isotopes from *Larix decidua*? Juvenile

- effects, budmoth outbreaks, and divergence issue, *Earth and Planetary Science Letters*, 309, 221-233.
- Driscoll, W.W. Wiles, G.C. D'Arrigo, R.D. Wilmking, M. (2005). Divergent tree growth response to recent climatic warming, Lake Clark National Park and Preserve, Alaska, *Geophysical Research Letters*, 32, 1-4.
- Drobyshev, I. Simard, M. Bergeron, Y. Hofgaard, A. (2010). Does Soil Organic Layer Thickness Affect Climate–Growth Relationships in the Black Spruce Boreal Ecosystem?, *Ecosystems*, 13, 556-574.
- Dupouey, J. (1993). Modelling carbon isotope fractionation in tree rings based on effective evapotranspiration and soil water status, *Plant, Cell and Environment*, 16, 939-947.
- Écoressources. (2014) (page consultée le 24 avril 2014). *Rapport final : Les coûts et les bénéfices de l'exploitation forestière au nord du 51^e parallèle*, [En ligne], (www.naturequebec.org/fichiers/.../RA14-01_LimiteNordique_EcoRess).
- Farquhar, G. O'leary, M. (1982). On the Relationship between Carbon Isotope Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves, *Plant Physiology*, 9, 121-137.
- Ferrio, J.P. Florit, A. Vega, A. Serrano, L. Voltas, J. (2003). $\Delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*, *Oecologia*, 137, 512-518.
- FERLD. Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (2004) (page consultée le 21 juillet 2015) *Géomorphologie des sols*, [En ligne], (http://ferld.ugat.ca/recherche/sols_f.htm).
- Francey, G. Farquhar, R.J. (1982). An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree rings, *Nature*, 297, 28-31.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree-Rings and Climate*. New York : Academic Press, 582 pages.
- Gea-Izquierdo, G. Bergeron, Y. Huang, J. G. Lapointe-Garant, M.P. Grace, J. Berninger, F. (2014). The relationship between productivity and tree-ring growth in boreal coniferous forests, *Boreal Environment Research*, 6095, 363-378.
- GIEC. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2007) (page consultée le 26 septembre, 2015). *Bilan 2007 des changements climatiques*, Genève : GIEC, 103 pages.

- Girard, F. Payette, S. Gagnon, R. (2009). Origin of the lichen-spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada, *Global Ecology and Biogeography*, 18, 291-303.
- Girardin, M.P. Guo, X. J. De Jong, R. Kinnard, C. Bernier, P. Raulier, F. (2014). Unusual forest growth decline in boreal North America covaries with the retreat of Arctic sea ice, *Global Change Biology*, 20, 851-866.
- Goodine, G.K. Lavigne, M.B. Krasowski, M.J. (2008). Springtime resumption of photosynthesis in balsam fir (*Abies balsamea*), *Tree Physiology*, 28, 1069–1076.
- Graumlich, L.J.(1993). Response of tree growth to climatic variation in the mixed conifer and deciduous forest of the upper Great Lakes region, *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 133–143.
- Hansen, J. Beck, E. (1994). Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees, *Trees*, 8, 4, 172-182.
- Harlow, B. Marshall, J. Robinson, A. (2006). A multi-species comparison of $\delta^{13}\text{C}$ from whole wood, extractive-free wood and holocellulose, *Tree Physiology*, 26, 767-774.
- Harris, I. Jones, P.D. Osborn, T.J. Lister, D.H. (2014). Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset, *International Journal of Climatology*, 34, 3, 623–642.
- Hilaire-Marcel, C. (2014). *Géochimie isotopique*, SCT8255, Montréal : Université du Québec à Montréal, Département des sciences de la terre.
- Hilasvuori, E. Berninger, F. Sonninen, E. Tuomenvirta, H. Jungner, H. (2007). Stability of climate signal in carbon and oxygen isotope records and ring width from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland, *Journal of Quaternary Science*, 22, 469-480.
- Hofgaard, A. Tardif, J. Bergeron, Y. (1999). Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 9, 1333-1346.

- Huang, J. Tardif, J.C. Bergeron, Y. Denneler, B. Berninger, F. Girardin, M.P. (2010). Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest, *Global Change Biology*, 16, 711-731.
- Hughes, M.K. (2002). Dendrochronology in climatology - the state of the art, *Dendrochronologia*, 20, 95-116.
- Jobidon, R. Bergeron, Y. Robitaille, A. Raulier, F. Gauthier, S. Imbeau, L. Saucier, J.P. Boudreault, C. (2015). A biophysical approach to delineate a northern limit to commercial forestry: the case of Quebec's boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 515-528.
- Johnstone, J. Chapin, F. (2006). Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest, *Ecosystems*, 9, 14-31.
- Trouet, V. Oldenborgh, G. J. V. (2013). KNMI Climate Explorer: A Web-Based Research Tool for High-Resolution Paleoclimatology, *Tree-Ring Research*, 69, 1, 3-13.
- Korner, C. (1991). Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends, *Oecologia*, 88, 30-40.
- Laliberté, A.C. (2006). *La limite maritime de l'épinette blanche (picea glauca (moench) voss) sur la côte orientale de la baie d'Hudson*, Mémoire de maîtrise, Québec : Université Laval, Département de Biologie.
- Laamrani, A. Valeria, O. Bergeron, Y. Fenton, N. Cheng, L. Z. Anyomi, K. (2014). Effects of topography and thickness of organic layer on productivity of black spruce boreal forests of the Canadian Clay Belt region, *Forest Ecology and Management*, 330, 144-157.
- Leavitt, S.W. Long, A. (1982). Stable carbon isotopes as a potential supplemental tool in dendrochronology, 42, 49-55.
- Leavitt, S.W. Long, A. Dean, J.S. (1985). Tree-ring dating through pattern- matching of stable-carbon isotope time series. *Tree-Ring Bulletin*, 45, 1-10.
- Leavitt, S. Long, A. (1991). Seasonal stable-carbon isotope variability in tree rings: possible paleoenvironmental signals, *Chemical Geology*, 87, 59-70.

- Leavitt, S.W. Danzer, S.R. (1993). Method for Batch Processing Small Wood Samples to Holocellulose for Stable-Carbon Isotope Analysis, *Analytical Chemistry*, 65, 1, 87-89.
- Lebourgeois, F. Merian, P. (2012). *Principes et méthodes de la dendrochronologie*, Paris : AgroParisTech-ENGREF, [En ligne]. (http://www.researchgate.net/publication/235989567_Principes_et_mthodes_de_de_la_dendrochronologie).
- Loader, N. Switsur, V. Field, E. (1995). High-resolution stable isotope analysis of tree rings: implications of 'microdendroclimatology' for palaeoenvironmental research, *The Holocene*, 5, 457-460.
- Loader, N.J. Roberston, I. Mc Carroll, D. (2003). Comparison of stable carbon isotopes ratios in the whole wood, cellulose and lignin of oak tree-rings, *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 196, 395-407.
- Macdonald, G.M. Edwards, T.W.D. Moser, K.A. Pienitz, R. Smol, J.P. (1993). Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming, *Nature*, 361, 243-246.
- Martinelli, N. (2004). Climate from dendrochronology: latest developments and results, *Global and Planetary Change*, 40, 129-139.
- McCarroll, D. Pawellek, F. (1998). Stable carbon isotope ratios of latewood cellulose in *Pinus sylvestris* from northern Finland: variability and signal-strength, *The Holocene*, 6-8, 675-684.
- McCarroll, D. Pawellek, F. (2001). Stable carbon isotope ratios of *Pinus sylvestris* from northern Finland and the potential for extracting a climate signal from long Fennoscandian chronologies, *The Holocene*, 11, 517-526.
- McCarroll, D. Loader, N.J. (2004). Stable isotopes in tree rings, *Quaternary Science Reviews*, 23, 771-801.
- Melvin, T.M. Briffa, K.R. (2008). A "signal-free" approach to dendroclimatic standardisation. *Dendrochronologia*, 26, 2, 71-86.
- Michelot, A. (2011). *Croissance et $\delta^{13}C$ des cernes de trois essences forestières tempérées (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris*) face aux variations climatiques à l'échelle interannuelle et saisonnière*, thèse de doctorat, Paris : Université Paris-sud, Département d'écologie.

- MFFP. Ministère de la forêt, faune, parc du Québec (2015) (Page consultée le 21 juillet 2015). *Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec*, [En ligne]. (<https://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/inventaire/inventaire-zones-carte.jsp#sapBouleauBlanc>).
- MFFP. Ministère de la forêt, faune, parc du Québec (2013) (page consultée le 10 octobre 2015). *Rapport du comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables*. [En ligne]. (<https://www.mffp.gouv.qc.ca/publications/forets/connaissances/rapport-limite-nordique-forets.pdf>).
- MDDELCC. Ministère du développement durable, Environnement et lutte contre les changements climatiques (2015) (Page consultée le 22 juillet 2015). *Normales climatiques du Québec, 1981-2010*, [En ligne]. (<http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/climat/normales/climat-qc.htm>).
- Naulier, M. Savard, M.M. Bégin, C. Marion, J. Arseneault, D. Bégin, Y. (2014). Carbon and oxygen isotopes of lakeshore black spruce trees in northeastern Canada as proxies for climatic reconstruction, *Chemical Geology*, 374-375, 37-43.
- Naulier, M. Savard, M.M. Bégin, C. Marion, J. Nicault, A. Bégin, Y. (2015). Temporal instability of isotopes–climate statistical relationships – A study of black spruce trees in northeastern Canada, *Dendrochronologia*, 34, 33-42.
- Nicault, A. Bégin, Y. Guiot, J. (2011). Standardisation des séries dendrochronologiques, *La dendroécologie : Principes méthodes et applications*, Québec : Presses de l'Université Laval, p. 199-228.
- Nicault, A. Boucher, E. Tapsoba, D. Arseneault, D. Berninger, F. Bégin, C. Desgranges, J.L. Guiot, J. Marion, J. Wicha, S. Bégin, Y. (2015). Spatial analysis of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) radial growth response to climate in northern Québec – Labrador Peninsula, Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 3, 343-352.
- Ogurtsov, M. Sonninen, E. Hiltavuori, E. Koudriavtsev, Dergachev, V. Jungner, H. (2011). Variations in tree ring stable isotope records from northern Finland and their possible connection to solar activity, *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*, 73, 383-387.
- O'leary, M. (1988). Carbon Isotopes in Photosynthesis, *BioScience*, 38, 328-336.
- Plummer, D. A. Caya, D. Frigon, A. Côté, H. Giguère, M. Paquin, D. Biner, S. Harvey, R. De Elia, R. (2006). Climate and Climate Change over North

- America as Simulated by the Canadian RCM, *Journal of Climate*, 19, 3112-3133.
- Porter, T. Pisaric, M. F. J. Kokelj, S. V. Edwards, T. W. D. (2009). Climatic signals in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of tree-rings from white spruce in the Mackenzie delta region, northern Canada, *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41, 4, 497-505.
- Portier, J. (2013). *Régime des feux et résilience après feux à la limite nordique de la forêt commerciale du Québec dans un contexte de changements climatiques*, projet de thèse de doctorat non-publié, Montréal : Université du Québec à Montréal, Département des sciences de l'environnement.
- Reynolds-Henne, C.E. Siegwolf, R.T.W. Treydte, K.S. Esper, J. Henne, S. Saurer, M. (2007). Temporal stability of climate-isotope relationships in tree rings of oak and pine (Ticino, Switzerland), *Global Biogeochemical Cycles*, 21, 1-12.
- Rioval, J. (2013). *Physiologie végétale, BIO1534*, Montréal : Université de Montréal, Département de biologie.
- Robertson, I. Rolfe, J. Switsur, V.R. Carter, A.H.C. Hall, M.A. (1997) Signal strength and climate relationships in $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of tree ring cellulose from oak in southwest Finland, *Geophysical Research Letters*, 24, 12, 1487-1490.
- Roden, J. S. Ehleringer, J.R. (2007). Summer precipitation influences the stable oxygen and carbon isotopic composition of tree-ring cellulose in *Pinus ponderosa*, *Tree Physiology*, 27, 491-501.
- Roden, J. S. (2008). Cross-dating of tree ring $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ time series, *Chemical Geology*, 252, 72-79.
- Roden, J.S. Farquhar, G.D. (2012). A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings, *Tree Physiology*, 32, 490-503.
- Saurer, M. Borella, S. Schweingruber, F. Siegwolf, R. (1995). Stable isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences, *Trees*, 11, 291-297.
- Saurer, M. Siegenthaler, U. Schweingruber, F. (1997). The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions, *Tellus*, 47B, 320-330.

- Saurer, M. Siegwolf, R. Schweingruber, F. (2004). Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years, *Global Change Biology*, 10, 2109-2120.
- Schleser, G.H. Jayasekera, R. (1985). $\delta^{13}\text{C}$ -variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO_2 from the soil, *Oecologia*, 65, 536-542.
- Seftigen, K. Linderholm, H. W. Loader, N.J. Liu, Y. Young, G. H. F. (2011). The influence of climate on $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios in tree ring cellulose of *Pinus sylvestris* L. growing in the central Scandinavian Mountains, 286, 84-93.
- Silva, L.C. R. Anand, M., Leithead, M. D. (2010). Recent Widespread Tree Growth Decline Despite Increasing Atmospheric CO_2 , *Plos One*, 5, 1-5.
- Tardif, J.C. Conciatori, F. Leavitt, S.W. (2008). Tree rings, $\Delta^{13}\text{C}$ and climate in *Picea glauca* growing near Churchill, subarctic Manitoba, Canada, *Chemical Geology*, 252, 88-101.
- Trouet, V. Van Oldenborgh, G.J. (2013). KNMI Climate Explorer: a web-based research tool for high-resolution paleoclimatology, *Tree Ring Research*, 69, 1, 3-13.
- Vaganov, E. A. Schulze, E. D. Skomarkova, M.V. Knohl, A. Brand, W. A. Roscher, C. (2009). Intra-Annual variability of anatomical structure and $\delta^{13}\text{C}$ values within tree rings of spruce and pine in alpine, temperate and boreal Europe, *Ecosystem Ecology*, 161, 729-745.
- Veillette, J.J. (1994). Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway, *Quaternary Science Reviews*, 13, 945-971.
- Von Felten, S. Hättenschwiler, S. Saurer, M. Siegwolf, R. (2007). Carbon allocation in shoots of alpine treeline conifers in a CO_2 enriched environment, *Trees*, 21, 283-294.
- Warren, C.R. Mcgrath, J. F. Adams, M.A. (2001). Water availability and carbon isotope discrimination in conifers, *Oecologia*, 127, 476-486.
- Young, G. H. F. Demmler, J.C. Gunnarson, B.E. Kirchhefer, A.J. Loader, N.J. McCarroll, D. (2011). Age trends in tree ring growth and isotopic archives: A case study of *Pinus sylvestris* L. from northwestern Norway, *Global Geochemical Cycles*, 25, 1-6.